TRAVAUX DU LABORATOIRE DE ZOOLOGIE COMPARATIVE
DE L'ECOLE PRATIQUE DES HAUTES-ETUDES

ETUDES SUR L'ORGANISATION ET LE DÉVELOPPEMENT
DES
LOMBRICIENS LIMICOLES THALASSOPHILES

PAR

JEAN DELPHY

Chez l'Auteur : *ILE TATIHOU*, La Hougue (Manche).
En dépôt chez MM. : G. DOIN, libraire-Editeur, 8, pl. de l'Odéon. *PARIS* (VIe).
VIGOT Fr., libraires-éditeurs, 23, r. de l'Ecole-de-Médecine, *PARIS* (VIe)

IMPRIMÉ POUR L'AUTEUR
PAR PILLU-ROLAND, A VALOGNES

1921

TRAVAUX DU LABORATOIRE DE ZOOLOGIE COMPARATIVE
DE L'ECOLE PRATIQUE DES HAUTES-ETUDES

ÉTUDES SUR L'ORGANISATION ET LE DÉVELOPPEMENT

DES

LOMBRICIENS LIMICÔLES THALASSOPHILES

PAR

JEAN DELPHY

Chez l'Auteur : *ILE TATIHOU*, La Hougue (Manche).
En dépôt chez MM. : G. DOIN libraire-Editeur, 8 pl. de l'Odéon, *PARIS* (VIe).
VIGOT Fr., libraires-éditeurs, 23, r. de l'Ecole-de Médecine, *PARIS* (VIe)

IMPRIMÉ POUR L'AUTEUR
PAR PILLU-ROLAND, A VALOGNES

1921

A MON MAITRE

MONSIEUR LE PROFESSEUR EDMOND PERRIER.

Humble hommage de sincère gratitude
et de très respectueuse affection.

A MON CHER COUSIN

MONSIEUR EDME LE SACHÉ.

Faible témoignage de ma respectueuse
et très affectueuse reconnaissance.

AVANT-PROPOS

Je considère d'abord comme un devoir d'adresser un hommage très respectueux à la mémoire de deux Maîtres de la Science française, MM. les Professeurs Y. DELAGE et F. HOUSSAY, qui furent mes premiers Maîtres et voulurent bien l'un et l'autre m'honorer de leur sympathie.

Puis je dois offrir l'hommage de ma reconnaissance :

A mon excellent Maître, M. le Professeur Edmond PERRIER, par qui m'a été suggéré le sujet du présent travail et qui m'a fourni nombre de moyens d'étude; c'est une des nombreuses et grandes obligations que je lui ai ;

A M. le Professeur HÉROUARD, qui a bien voulu me faire l'honneur de juger ma thèse ;

A M. le Docteur ANTHONY, Directeur-adjoint du Laboratoire de Zoologie comparative de l'Ecole pratique des Hautes Etudes, de qui la bienveillante amitié m'a été plus d'une fois d'un grand secours ;

A MM. les Professeurs ROULE et GRAVIER, de qui les conseils et les encouragements m'ont été précieux ;

A M. le Professeur HENNEGUY, à MM. les Professeurs PRENANT et BATAILLON, qui avaient bien voulu accueillir favorablement mon travail ;

A mon ami L. BERLAND, qui a bien voulu notamment accomplir avec une bonne grâce et un soin parfaits la tâche ingrate de me venir en aide dans mes recherches bibliographiques ;

A MM. les Professeurs CALKINS, de New-York, COGNETTI DE MARTIIS, Directeur du Musée de Turin, P. S. WELCH, d'Ann-Arbor (Michigan, U. S. A.), Dr PIGUET, de Neuchâtel, que je remercie de tout cœur de leurs aimables communications ;

A tous ceux qui, au cours de mes études ou de l'élaboration de la présente thèse, ont bien voulu s'intéresser à mes travaux et à leur succès.

SOMMAIRE

INTRODUCTION

La plus grande partie des notions que nous avons à l'heure actuelle sur l'organisation et le développement des Lombriciens a été acquise par l'étude des Terricoles. En ce qui concerne les Limicoles, les types les plus étudiés de beaucoup sont ou dulçaquicoles ou terrestres. Ce n'est pas que le nombre des espèces thalassophiles soit peu élevé ; bien qu'elles ne forment toujours qu'une faible minorité dans le groupe, elles ont été multipliées abondamment au cours du dernier demi-siècle, depuis le temps où CLAPARÈDE (1861-62-63) publiait les belles observations qu'il avait faites aux Hébrides et à Saint-Vaast-la-Hougue. Mais pour la plupart d'entre elles, on ne possède que des diagnoses sommaires ou de courtes descriptions, qui ne permettent même pas toujours de fixer avec exactitude leur position systématique. Quant à celles qui habitent les côtes de France, il faut attendre jusqu'en 1899 pour trouver un mémoire s'y rapportant.

En effet, le seul travail d'ensemble que l'on puisse citer sur les Lombriciens qui vivent ou peuvent vivre au bord de la mer est celui de G. FERRONNIÈRE (1899). Ce travail, où sont énumérées d'ailleurs un assez grand nombre d'espèces dont l'habitat n'est nullement marin, renferme nombre d'indications très intéressantes, mais ne peut être considéré comme une étude anatomique ou systématique du groupe considéré. Mais l'auteur a eu le mérite d'aborder l'étude d'un groupe difficile avec un esprit critique remarquable. J'ai été plus d'une fois amené à confirmer ses conclusions.

La faune des Lombriciens limicoles de France est fort mal connue et je serais heureux de contribuer, pour ma faible part, à la faire connaître. Mais il fau-

drait d'abord procéder à une révision systématique du groupe. Cela ne peut se faire sans une étude soigneuse de l'anatomie, car, particulièrement pour ces vers, toute classification basée sur un petit nombre de caractères, auxquels on accorde une importance primordiale, si bien choisis soient-ils, est non seulement artificielle, mais stérile.

Comme, d'une part, j'étais particulièrement bien placé pour étudier les Limicoles thalassophiles; comme, d'autre part, ceux-ci me paraissent être les moins bien connus, j'ai été amené à chercher à voir sur quelques espèces, les organes qui n'y avaient pas encore été observés.

D'heureux hasards, au cours de nombreuses recherches, m'ont fait retrouver la ponte de l'Enchytréoïde et découvrir celle du Clitellio et celle d'une nouvelle espèce que je décris sous le nom de Pachydrile à soies droites. J'ai cru devoir ajouter mes observations embryologiques à mes recherches anatomiques, car ici encore il y avait bien des points à éclaircir.

Naturellement, je n'ai pas rapporté tout ce que j'ai vu et j'ai dû m'en tenir aux faits qui m'ont paru les plus importants.

TECHNIQUE

J'ai employé un très grand nombre des procédés techniques classiques. En effet, à l'exemple de mon excellent Maître et ami M. le Professeur L. JAMMES, « je crois surtout aux résultats tirés de la comparaison de pièces préparées de diverses manières et assez peu aux résultats fournis par une seule méthode ; un procédé unique est d'ailleurs bien souvent

incapable de donner des renseignements complets [1]. »
Ces procédés, on les trouvera exposés dans les ouvrages spéciaux, qu'il est superflu, je crois, d'énumérer ici, et surtout dans les éditions successives de l'admirable Traité de BOLLES LEE et HENNEGUY. J'indiquerai donc seulement ceux qui présentent quelque originalité ou m'ont donné des résultats particulièrement intéressants.

Mais auparavant il me paraît très utile d'insister sur la nécessité, pour les Lombriciens limicoles comme pour bien d'autres animaux, de commencer par une étude attentive, le plus souvent longue et difficile, mais indispensable, des animaux vivants. Il n'y a vraiment pas d'autre moyen de se rendre un compte exact de la forme des organes, de leur situation, de leurs rapports. On peut ensuite et on doit, pour étudier les détails, employer des procédés variés, mais il faut toujours avoir d'abord soigneusement observé l'animal vivant et ses tissus frais. Les Lombriciens limicoles se prêtent mal à la dissection, mais on en peut faire des dilacérations fort instructives et d'ailleurs en multipliant les examens par transparence, entre lame et lamelle, avec ou sans l'emploi d'un compresseur, on peut arriver à connaître une très grande part de l'anatomie de l'animal. C'est ainsi que l'on se rend compte de l'extraordinaire variabilité de forme et de position de certains organes très employés en taxinomie.

Par exemple, quand on parle de la situation du cerveau dans telle ou telle espèce, il faut entendre sa position moyenne, car il est toujours pourvu sur tout son pourtour de très nombreuses fibres musculaires qui le font mouvoir sans cesse. Si l'on décrivait sa position d'après un animal fixé par les réactifs, il pourrait très bien se faire, il serait même probable que cette position ne se trouve jamais réalisée dans la nature. En effet, tous les réactifs déforment très considérablement ces

(1) L. JAMMES, *Recherches sur l'organisation et le développement des Nématodes*, Paris, 1894, p. 3.

animaux; c'est vraisemblablement l'une des raisons les plus importantes de la multiplication excessive des espèces nominales. Il y a plus d'un demi-siècle (1867) CLAPARÈDE s'indignait de voir les naturalistes s'éloigner de la nature, « décrire tant de genres et d'espèces d'après des individus conservés dans l'alcool... » Il déclarait « que ce genre de travail est profondément inutile, que les Annélides ne peuvent bien s'étudier qu'au bord de la mer à l'aide d'individus vivants. Décrire tant de *variétés alcooliques*, c'est embarrasser la science d'un *caput mortuum* dont il faudra de longues années pour se débarrasser ». (*De la structure des Annélides*, Genève, 1867, p. 9.)

En ce qui concerne les Lombriciens limicoles, il est *impossible* de comprendre la meilleure préparation (montage *in toto* dans quelque milieu que ce soit ou coupe obtenue et colorée par quelque procédé que ce soit), si l'on n'a fait auparavant une étude approfondie de l'animal vivant.

Cette condition remplie, on peut passer à l'étude par les réactifs. Je vais donner brièvement quelques indications sur certains d'entre eux, renvoyant pour le reste, ainsi que je l'ai déjà dit, aux Traités classiques. D'une manière générale, je me suis surtout efforcé, au cours de mon travail, de suivre les préceptes formulés magistralement par LEE et HENNEGUY (*Traité*, 3e édit., 1902, p. 297) et de m'ingénier à trouver pour chaque cas les procédés les meilleurs. C'est souvent les plus simples qui m'ont donné les résultats les plus satisfaisants.

Anesthésiques. — Le meilleur ne vaut rien.

Presque toujours, à mesure que l'on obtient une immobilité suffisante du ver, on s'aperçoit qu'en même temps il acquiert une opacité de plus en plus grande, si bien que l'on perd et au delà en visibilité ce que l'on gagne par l'immobilisation de l'animal. Cependant on peut se servir avec quelque avantage pour des observations de courte durée du chlorhydrate de cocaïne, du

chlorhydrate d'hydroxylamine ou du curare (1 p. 100 dans de l'eau de mer ajouté très progressivement à quelques centimètres cubes d'eau où vit le ver), ou bien encore de l'acide carbonique. Le chloroforme, qui donne de si bons résultats pour les Terricoles (E. PERRIER), possède une influence destructive très grande sur tous les Limicoles, même sur les Enchytréidés, ceux qui y résistent le mieux, et même en l'employant à très faible dose. L'un des meilleurs moyens de bien mettre en évidence le pore céphalique et les pores dorsaux là où ils existent est pourtant le suivant : on prend par exemple un flacon à goulot pas trop large, on met dans le fond une certaine quantité de chloroforme, on introduit dans le goulot un tampon de coton destiné à ralentir l'arrivée des vapeurs du chloroforme; on dépose le ver que l'on désire examiner dans une goutte assez grosse d'eau de mer sur une lame de verre, que l'on retourne au-dessus du goulon du flacon; on peut très facilement observer le ver au moyen d'une forte loupe (1). Celui-ci ne tarde pas à être animé de mouvements désordonnés, à manifester une agitation extrême, et au bout de peu de temps on voit sourdre la lymphe par ses pores naturels, d'abord en gouttelettes fines, puis de plus en plus abondamment. Bientôt les téguments du ver se déchirent irrégulièrement et tous ses tissus subissent une histolyse et une destruction rapides.

Fixateurs. — En outre des liquides bien connus de BOUIN (2), FLEMMING, EHLERS, ZENKER, etc., j'ai obtenu de très bons résultats par l'emploi : 1° de l'eau chaude, suivant le mode opératoire recommandé par JOUBIN (3) pour les Némertiens ; 2° de l'acide citrique employé sous forme de jus de citron (LEE et HENNEGUY, 1902);

(1) En modifiant convenablement le *modus operandi* on peut arriver à faire les observations au binoculaire.

(2) J'ai toujours trouvé préférable la formule publiée par DOP et GAUTIÉ (*Manuel de Technique botanique*, Paris, 1909, (p. 85) à celle de LEE et HENNEGUY (1902, p. 80.)

(3) JOUBIN. *Les Némertiens des côtes de France*, Paris (1894).

3° de l'*acide oxalique*, employé en solution saturée ajoutée par petites quantités à l'eau qui contenait les animaux ; on lave ensuite rapidement à l'eau et on passe, par des alcools à 15 et à 30 %, à l'alcool à 70 % qu'on renouvelle jusqu'à ce qu'il ne soit plus acide.

L'acide oxalique est amplement soluble dans l'alcool. Il a sur l'acide acétique l'avantage de produire une fixation en *extension parfaite*, et de ne pas donner, comme l'acide acétique pur ou en mélange le fait trop souvent, une opacité difficile à corriger par les meilleurs éclaircissants. Il a sur l'acide citrique l'avantage de pouvoir se garder en solution qui ne se décompose pas sous l'action de moisissures. Il produit une mort foudroyante des vers sur lesquels on le fait agir, et en laissant se prolonger plus ou moins son action on peut lui faire produire une macération très douce fort utile pour l'examen de certaines particularités. Lee et Henneguy indiquent ses propriétés macératrices pour l'étude des terminaisons nerveuses; je ne sache pas qu'il ait jamais été employé comme fixateur.

Colorants. — Les seuls que j'aie à signaler d'une façon spéciale sont : le vert d'iode, dont je parlerai à propos du *Tubifex ater* (Clap.), l'éosine et surtout le vert de méthyle employés en coloration vitale (comme la safranine, la vésuvine, le rouge neutre, etc.), dont il sera question à propos du *Pachydrilus orthochætus* n. sp.

C'est à très juste titre que Lee et Henneguy (1902, p. 479) recommandent le carmalun pour la coloration en entier de petits Annélides. J'ajouterai que le carmin se porte de préférence sur les épithéliums, particulièrement sur la paroi du tube digestif ; quand on fait une coloration à l'hémalun, qui donne aussi de jolis résultats, les vaisseaux sanguins se colorent plus intensément. De sorte que l'on peut obtenir de bonnes préparations en faisant d'abord une coloration à l'hémalun,

qu'il est bon de faire suivre d'un lavage par une solution étendue de carbonate de lithium, puis une coloration au carmalun.

Eclaircissants. — Je dois indiquer, comme m'ayant donné les meilleurs résultats, les essences de thym et de lavande et le toluène. On peut laisser des pièces longtemps dans ces milieux sans qu'elles en souffrent le moins du monde. Le xylène doit être évité, car il détériore assez vite des structures même pas trop délicates.

J'ai souvent essayé en vain d'employer le procédé d'inclusion à la paraffine par imbibition préalable au chloroforme, procédé excellent quand il est applicable: mais les animaux étudiés sont impénétrables au chloroforme. J'ai employé le toluène d'une manière analogue à celle de GIESBRECHT et BUTSCHLI pour le chloroforme.

SYSTEMATIQUE

Les grandes lignes de la classification adoptée dans le présent travail sont celles du Traité de M. Ed. PERRIER (1897), avec les quelques modifications nécessitées par l'état actuel de nos connaissances sur le groupe envisagé. On peut avantageusement réunir en une sous-classe des Limicoles les ordres des *Naïdimorpha*, *Tubificimorpha* et *Enchytræimorpha* E. PERR.

PREMIÈRE PARTIE

ANATOMIE ET BIOLOGIE

J'indiquerai les espèces jusqu'ici observées, à ma connaissance, sur les côtes de France, et j'ajouterai les observations anatomiques et biologiques que j'ai faites sur quelques espèces prises comme exemples, en insistant, naturellement, sur ce qui n'avait pas encore été étudié.

Cl. LUMBRICINA [Sav.]

O. *Annelides Lumbricinæ* SAVIGNY, 1820, pp. 5 et 99 (part.).
= *Oligochæta* GRUBE, 1851 (part.).

S.-Cl. **LIMICOLÆ** Clap.

F. *Lim.* CLAP., 1862.

O. **NAIDIMORPHA** E. P.

O. *N.* E. PERR., 1897, p. 1716.

F. **NAIDIDÆ** (Vejd.)

S.-O. *Gemmifères*, f. des Naïdes UDEK., 1855 (part.).
F. *Naïdidæ* VEJD., 1875 (part.).
F. *Naïdomorpha* VEJD., 1884.
S.-F. *Naïdinea* L. VAILL., 1890 (e f. *Naïdidæ*).
F. *Naïdæ* E. PERR., 1897.
Tr. des genres Naïdiens L. DEHORNE, 1916.

G. **Paranaïs** Czern.

P. CZERN. 1880, BOURNE 1891, BENHAM 1891, etc.
= *Uncinaïs* LEVINSEN 1883, BEDD. 1895.
Incl. *Homochæta* BRETSCHER, 1896; *Naïs* sp. MULLER, 1788; *Enchytræus* sp. MINOR, 1863; *Ophidonaïs* sp. VEJD., 1884; *Clitellio* sp. L. VAILL., 1890; *Naïdium* sp. BRETSCHER, 1899.

Sp. PARANAIS LITTORALIS (Müll.)

Naïs l. MULL., 1788, Danemark, marin.
N. l. ŒRST., 1843, Danemark, marin.
P. l. CZERN., 1880, Odessa, marin; BOURNE, 1891, Angleterre, marin; BENHAM, 1891, Angleterre (Sheerness), marin.
Uncinaïs l. LEVINSEN, 1883; BEDD., 1895, p. 295.
Clitellio (Cl.) arenarius L. VAILL., 1890, p. 415 (part.).

L'étude la plus complète de la Paranaïs littorale est celle de BOURNE (1891). Il reste encore bien des points à éclaircir. Les quelques exemplaires que j'ai trouvés, en janvier 1921, à Tatihou, ne me permettent pas d'ajouter, pour le moment, quelque chose d'important à ce qu'on en connaît.

O. TUBIFICIMORPHA [E. Perr.]

F. des Tubifex UDEK, 1855.
O. *Tubificimorpha* E. P., 1897, p. 1718 (partim, excl. *Alma* et *Helodrilus*).

F. TUBIFICIDÆ Eisen

Tubificidæ EISEN, 1881.
Pour la distinction des genres, voir notamment : MICHAELSEN (1909), POINTNER (1911).

G. Tubifex Lmk

T. LAMARCK 1816, POINTNER 1911.
Incl. : *Peloscolex* LEIDY, 1850; BEDD., 1895; MCHNSN, 1909 (S.-G.); POINTNER, 1911 (S.-G.).
Heterochæta CLAP., 1863; BENHAM, 1892; BEDD., 1895 (non WESTWOOD, 1845).
Peloryctes ZENGER, 1870 (non LEUCK., 1849).
Psammoryctes VEJD., 1875; BEDD., 1895; MEHLSN, 1900, p. 49 (non PŒPPIG, 1835).
Hemitubifex EISEN, 1879; BEDD., 1895.
Spirosperma EISEN, 1879; BEDD., 1895.
Archæoryctes CZERN., 1880.
Ilyodrilus EISEN, 1881 (non STOLC, 1885, nec BEDD., 1895 [incl. in G. *Rhyacodrilus* BRETSCHER, 1901; *Taupodrilus* BENHAM, 1903]); MEHLSN, 1909 (S.-G.); POINTNER, 1911 (S.-G.).
Psammobius LEVINSEN, 1884; L. VAILL., 1890; E. PERR., 1897.

Lophochæta STOLC, 1888; BEDD., 1895.
Embolocephalus RANDOLPH, 1892; BEDD., 1895.
Potamothrix VEJD. et MRAZEK, 1903; MCHLSN, 1909; POINTNER, 1911 (S.-G.).
Clitellio sp. CLAP., 1862; ? *Naïs* sp. KESSLER, 1868; *Sænuris* sp. KESSL., 1868; *Clitellio* sp. VERRIL, 1873; *Sænuris* sp. GRUBE, 1878.

Les sous-genres admis par MICHAELSEN (1909) et par POINTNER (1911) sont établis sur des indications parfaitement insuffisantes et même en partie fausses, ainsi que va le montrer immédiatement l'étude anatomique du *Tubifex ater*.

Sp. TUBIFEX ATER (Clap.)

Clitellio ater CLAP., 1862, p. 253, pl. IV, fig. 7 à 12. Saint-Vaast-la-Hougue, marin.
T. papillosus CLAP., 1863, p. 25, pl. XIII, fig. 14 et 15. Saint-Vaast-la-Hougue, marin.
Clitellio Benedii L. VAILLANT, 1868, p. 251.
Peloryctes inquilina ZENGER, 1870, p. 221. Baie de Kiel, marin.
Clitellio ater et *Limnodrilus Benedii* TAUBER, 1879, pp. 70 et 71. Danemark, marin.
Hemitubifex benedii BEDDARD, 1888, pp. 485-495, fig. A, p. 486, pl. XXIII, fig. 6-9. Plymouth, marin.
Clitellio ater Clap., MCHLSN, 1889, p. 24.
Cl. (*Cl.*) *Benedii* et *T.* (?) *papillosus* VAILLANT, 1890, pages 408 et 418.
Hemitubifex Benedii BEDDARD, 1895, p. 261.
H. Benedeni d'Udek, G. FERRONNIÈRE, 1899, p. 241. Le Croisic, marin.
Psammoryctes B. (Udek.) MCHLSN, 1900, p. 51.
T. B. D°, *ibid.*, p. 524.
T. (*Peloscolex*) *B.* UDEK., D°, 1911. Côte de Murman.
?? *Tubifex Benedii* UDEK., 1855, p. 544, fig.; 1859, p. 11. Côtes belges, marin.

Malgré l'autorité de VAILLANT (1868, p. 251; 1890, p. 251; 1890, p. 418) et de BEDDARD (1895, p. 261), il est excessivement douteux que le ver très sommairement décrit et figuré par UDEKEM soit identique au *Tubifex ater* (CLAP.). Il peut être, aussi bien et même mieux, une forme de *Clitellio arenarius* (Müll.), comme l'a admis VEJDOVSKY (1884, p. 45).

Œcologie, Ethologie.

Le Tubifex noir se trouve sous diverses formes qui, tout en étant absolument identiques par leur organisation anatomique, s'éloignent quelque peu par leur aspect extérieur suivant les conditions de milieu. Tantôt et le plus souvent c'est dans la vase noire très fine, formée de sable impalpable imprégné de matières organiques décomposées, où il se perd aisément, se présentant comme un filament presque complètement noir. Tantôt c'est, comme le Clitellio, parmi des algues et zostères en putréfaction, sous des pierres, souvent dans du sable plus ou moins fin; il se reconnaît alors à sa teinte grise, avec des extrémités roses, et à sa faible activité. Tantôt encore c'est dans du sable pur, dans des flaques d'eau ou dans les petits courants qui se forment à la mer baissante; il est alors à peine teinté de gris et c'est dans ces conditions que l'on trouve les individus porteurs de soies capillaires. Ces derniers sont les *Tubifex papillosus* de CLAPARÈDE, alors que les autres correspondent à son *Clitellio ater*, à l'*Hemitubifex Benedii* de BEDDARD. Quant au niveau qu'il occupe c'est bien, comme le dit CLAPARÈDE (1862), « toute l'étendue mise journellement à sec par la basse marée », mais à condition que ce soit au plus une marée moyenne de vive eau. Car le Tubifex noir ne remonte pas plus haut que le niveau de la Pelvétie canaliculée et le niveau le plus bas qu'il atteint peut être assez exactement indiqué par ce fait que c'est celui où vit une Floridée assez étroitement cantonnée à ce point de vue, la Ptilote (ou Plumaire) élégante.

Les individus, souvent porteurs de soies capillaires, qui vivent à ce niveau, aquatiques, devraient théoriquement être des animaux très actifs, puisque la présence de soies capillaires est censée être caractéristique des vers nageurs.En réalité, il n'en est rien, quelle que soit la forme envisagée et son habitat, c'est des animaux

très apathiques et très indolents ; on a quelque peine à les prendre pour des êtres vivants.

Ils ne répondent que très faiblement aux excitations de contact et c'est le plus souvent par des phénomènes d'autotomie, car ils sont d'une fragilité remarquable et paraissent doués d'une grande faculté de régénération. Ceux qui se trouvent dans la vase y vivent à la façon des vers de terre, tirant leur subsistance des matériaux dont la décomposition est pourtant déjà très avancée, qu'ils y trouvent. Ces vers résistent d'ailleurs étonnamment à la putréfaction; quand, gardés ensemble dans une eau non renouvelée, les Clitellio sont depuis plusieurs jours la proie des Infusoires et des bactéries, les Tubifex noirs vivent encore pour la plupart et ne paraissent même pas avoir sensiblement souffert.

Ce sont des animaux très euryhalins. On les trouve en effet en des points de la côte où il y a des apports d'eau douce et ils résistent bien à la sursalure (Cf. G. FERRONNIÈRE, 1901).

Organisation.

Ce que l'on sait de l'organisation de ce ver est dû à CLAPARÈDE (1862 et 1863), ZENGER (1870) et BEDDARD (1888).

1° **Epiderme.** — L'épiderme du Tubifex noir est tout à fait particulier et mérite de retenir l'attention. C'est l'aspect très remarquable qu'il donne à ce ver qui permet de le reconnaaître au premier coup d'œil. Cet aspect a été figuré par CLAPARÈDE (1862, pl. IV, fig. 9 et 10) et mieux encore par BEDDARD (1888, fig. A, p. 486); ce dernier le décrit de la manière suivante : « Ce ver est caractérisé par la couleur sombre du tégument, laquelle, cependant, n'existe pas sur l'extrémité antérieure du corps, sur quelques derniers segments, ni sur le clitellum. Cette couleur est due à d'innombrables papilles, quelque peu en forme de feuilles (somewhat

leafshaped) avec un apex pointu, la base étant attachée à la cuticule; l'intérieur de chaque papille est plein de granules vert grisâtre ».

Cette description est très exacte, à cette exception près que les papilles ne sont pas attachées à la cuticule, car *il n'y a pas de cuticule*. BEDDARD n'ajoute rien sur la nature de ces papilles. G. FERRONNIÈRE (1899 et 1901) les considère comme glanduleuses; c'est là une erreur; l'épiderme du Tubifex noir n'est glanduleux au contraire, comme nous allons le voir, que dans la région du clitellum, c'est-à-dire dans une région totalement dépourvue de papilles.

Examinons d'abord une coupe transversale dans une région intermédiaire entre le protoméride (prostomium) et le clitellum (fig. 1 F et fig. 2). La paroi du corps se compose, de dedans en dehors : de simples vestiges péritonéaux qui représentent une somatopleure très réduite, une couche assez épaisse de muscles longitudinaux, une couche beaucoup plus mince de fibres circulaires, enfin l'épiderme, reposant sur une basale granuleuse, très réfringente et très chromophile. Cet épiderme est formé de cellules juxtaposées, assez petites, à peu près isodiamétriques; mais de place en place et d'une manière très irrégulière se trouvent quelques cellules plus grandes, qui forment une deuxième couche ; d'une façon plus sporadique encore il s'en trouve de plus grandes encore vers l'extérieur. Ces dernières, souvent isolées, ne sont rattachées aux cellules sous-jacentes que par une faible partie de leur périphérie; c'est elles qui apparaissent sur le profil de l'animal vivant comme des expansions foliacées. Elles ne sont pas plates cependant, mais oviformes, puisqu'elles présentent cette apparence de feuilles sessiles aussi bien sur les coupes longitudinales que sur les transversales. Il ne peut rester aucun doute sur la nature cellulaire de ces formations; on y retrouve d'ailleurs le noyau, mais un noyau dégénéré, qui ne se

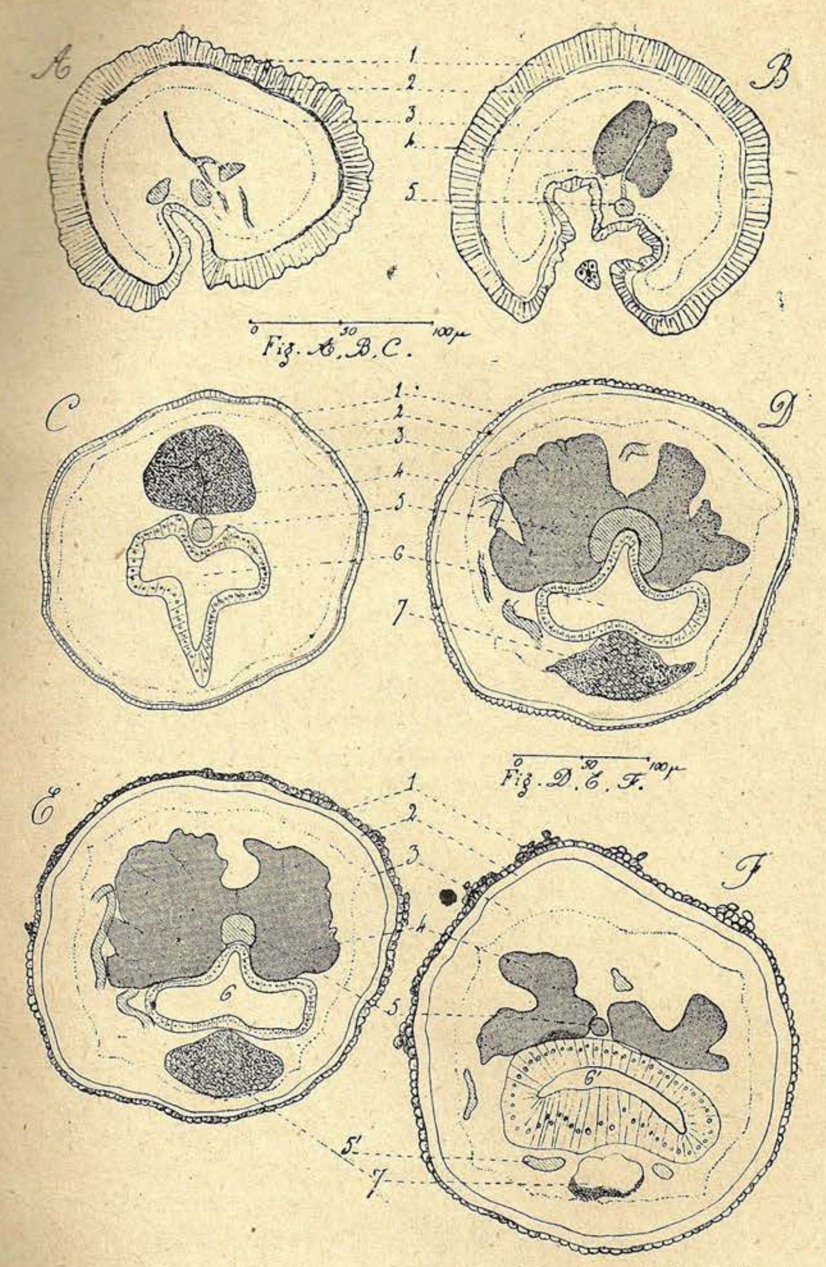


FIG. 1. — Coupes successives dans la région antérieure du *Tubifex ater* (Clap.). — *A*, un peu en avant du milieu du protoméride ; — *B*, au niveau du commencement de la lèvre inférieure ; l'action des réactifs a fortement contracté celle-ci ; — *C*, au début de la cavité buccale ; — *D*, vers le milieu de cette cavité ; — *E*, vers la fin de cette cavité ; — *F*, au début du pharynx. (La musculature postérieure du cerveau a été très contractée). — *1*, épiderme ; — *2*, musculature pariétale circulaire ; — *3*, musculature pariétale longitudinale ; — *4*, cerveau ; — *5*, vaisseau sanguin dorsal ; — *5'*, troncs sanguins ventraux latéraux ; — *6*, cavité buccale, et *6'*, cavité pharyngienne ; — *7*, chaîne nerveuse ventrale.

colore plus par les colorants chromatiniques, tandis qu'au contraire la cellule est bourrée de granulations qui se colorent très vivement par la plupart des réactifs. Quand on colore des coupes par la méthode de

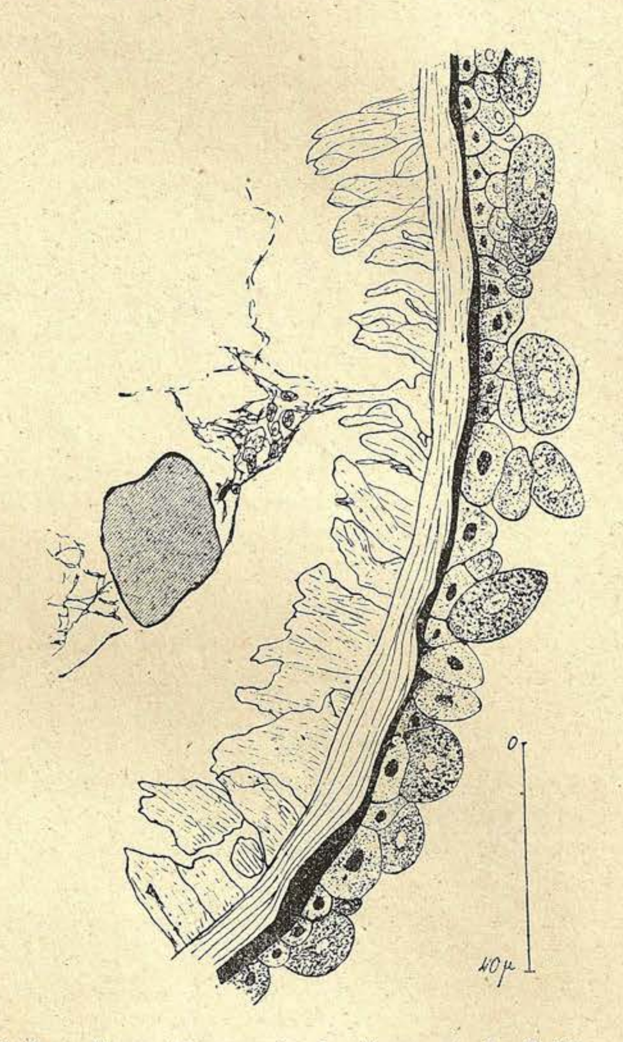


FIG. 2. — Coupe transversale des téguments du *Tubifex ater* (Clap.) dans une région intermédiaire entre le tritoméride et le clitellum. Les 50 à 60 mérides postérieurs au clitellum offrent un aspect semblable.

GRAM [1], si connue des bactériologistes, ces granulations « prennent le Gram ».

La meilleure manière de bien mettre en évidence cette structure si particulière de l'épiderme est de colorer les coupes (il va sans dire qu'il est bon qu'elles soient aussi minces que possible) au carmin, puis au vert d'iode. Les divers tissus de l'animal se teignent en des rouges variés, l'épiderme en vert. Dans les préparations montées au baume, ce vert s'atténue et se mêle de gris, si bien que les cellules épidermiques y prennent une teinte fort semblable à celle qu'elles ont sur le vivant. Si, au contraire, on colore au vert de méthyle et à l'éosine, les couches musculaires se détachent en vert et l'épiderme en rose très pâle.

Le vert d'iode colore beaucoup de choses, mais j'ai remarqué, sur divers Tubificidés, qu'en l'employant après le carmin, il respecte la coloration due à celui-ci et ne se fixe d'une manière plus ou moins durable que sur des tissus que l'on doit considérer comme dégénérés. Il ne colore jamais les soies, qui sont de nature chitineuse et qui ne prennent aucune teinture.

Il est donc évident que la gaîne qui enveloppe le Tubifex noir n'a rien de chitineux (caractère essentiel du sous-genre *Peloscolex* MICHLSN, POINTNER). Elle est formée par l'épiderme tout entier qui prolifère d'une manière continue mais très irrégulière; à mesure que de nouvelles cellules épidermiques sont formées, elles sont rejetées vers l'extérieur et y subissent en même temps qu'une hypertrophie plus ou moins prononcée, une transformation qu'on peut, je pense, considérer comme une sorte de kératinisation.

Cette kératinisation est plus ou moins accentuée suivant les régions du corps et il en est où elle est nulle :

(1) Soit la méthode primitive de GRAM, au violet de gentiane aniliné suivi de l'action de la solution de LUGOL, soit la méthode moderne au violet de gentiane phéniqué et action de la solution iodo-iodurée forte de GRAM-NICOLLE, avec différenciation soit à l'alcool neutre, soit à l'alcool-acétone (NICOLLE.)

la partie antérieure, le clitellum, la région postérieure, cette dernière comprenant souvent de nombreux segments. Il n'y a pas de limite tranchée entre les régions kératinisées et celles qui ne le sont pas, mais transformation graduelle des caractères des cellules épidermiques.

L'épiderme du prostomium (fig. 1, A, B ; fig. 3)

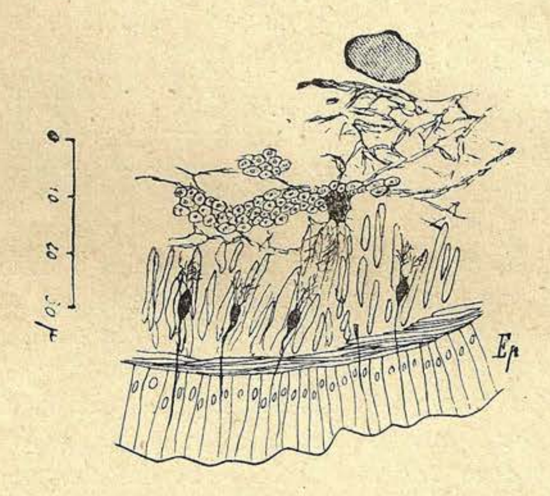


FIG 3. — Portion d'une coupe transversale du prostomium du *Tubifex ater* (Clap.) ; *Ep*, épiderme.

est un épithélium palissadique typique; il est composé de cellules très allongées, surtout à son extrémité antérieure, entre lesquelles viennent s'insinuer des fibrilles nerveuses très nombreuses. C'est là qu'est condensée à peu près toute la sensibilité de l'animal. A mesure (fig. 1) que l'on s'éloigne de l'extrémité antérieure, les cellules épidermiques deviennent de moins en moins hautes, en même temps qu'il se développe une mince cuticule; puis à peu près au début de la région pharyngienne, vers le niveau des soies du tritoméride, la kératinisation se produit, plus rapidement sur la face dorsale.

Dans la région du clitellum, au niveau de l'orifice

externe des oviductes par exemple (fig. 4), l'épiderme

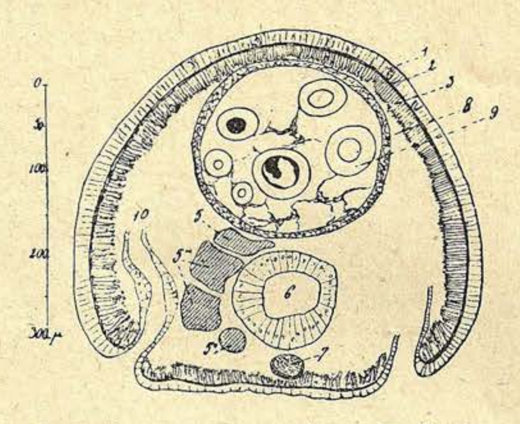


FIG. 4. — Coupe transversale au niveau du clitellum du *Tubifex ater* (Clap.). — *1*, épiderme ; — *2*, couche musculaire circulaire ; — *3*, couche musculaire longitudinale ; — *5*, vaisseau dorsal ; *5"*, vaisseau ventral ; — *5'"* vaisseau latéral ; — *6*, cavité intestinale ; — *7*, chaîne nerveuse ventrale; — *8*, paroi de l'ovisac ; — *9*, paroi du spermiducte ; *10*, oviducte.

présente des caractères différents sur la face ventrale (fig. 5) et sur les faces latérales et dorsale (fig. 6). Sur

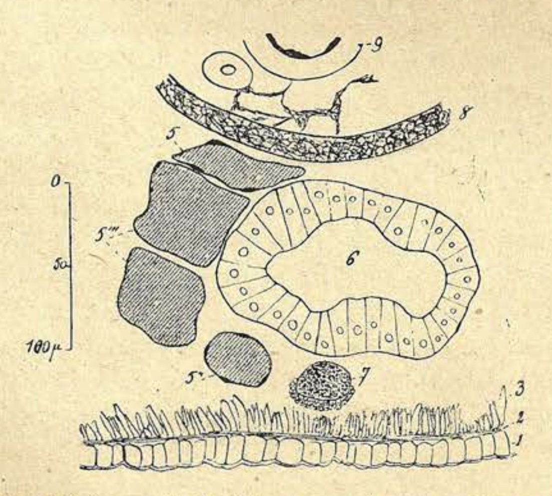


FIG. 5. — Région ventrale d'une coupe transversale au niveau du clitellum du *Tubifex ater* (Clap.). — *1* à *9*, comme fig. 4.

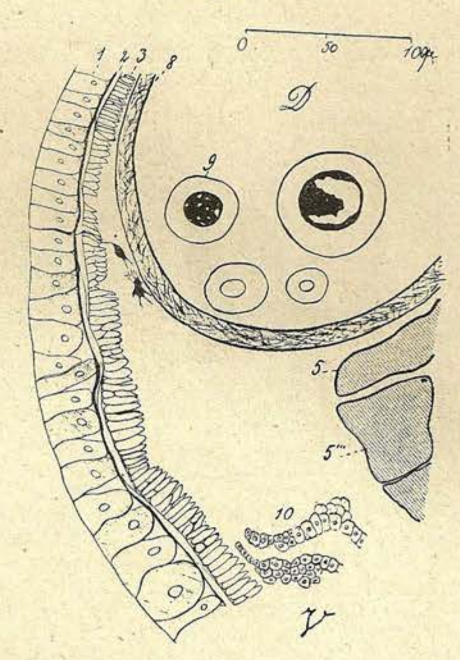


FIG. 6. — Région latéro-dorsale d'une coupe transversale au niveau du clitellum du *Tubifex ater* (Clap.). — 1 à 10, comme fig. 4.

la face ventrale (fig. 7) il est composé de cellules à peu près isodiamétriques ou même moins hautes que longues, avec un protoplasme hyalin finement granuleux et un noyau central; elles sont recouvertes et séparées

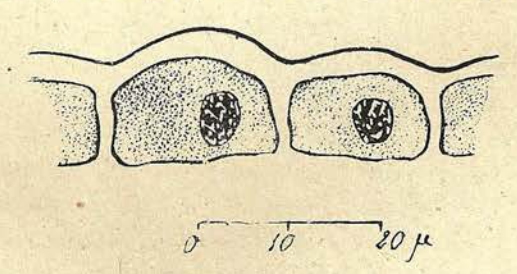


FIG. 7. — Cellules épidermiques de la région ventrale du clitellum du *Tubifex ater* (Clap.).

les unes des autres par une cuticule épaisse. Sur les faces latérales et dorsale, il est composé de nombreuses

cellules mucipares, probablement holocrines, à noyau rejeté vers la base, petit, mais se colorant intensément

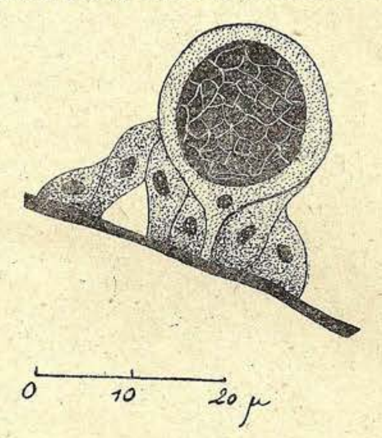


Fig. 8. — Cellules épidermiques de la région latéro-dorsale du *Tubifex ater* (Clap.).

par les réactifs. Sur les coupes (fig. 7), on voit de place en place, distribuées assez irrégulièrement, de grosses cellules à cytoplasme lacuneux renfermant, prêtes à être expulsées, des boules de mucus, plus ou moins développées. Ces grosses cellules sont entourées de cellules moins volumineuses, à cytoplasme dense, de formes variables, qui semblent jouer le rôle de cellules de soutien. Mais il est facile de se rendre compte que c'est toutes les cellules clitelliennes qui deviennent à tour de rôle glandulaires et mucipares et que le mucus abondant qui entoure les segments génitaux est produit par toute la surface de la peau. Il semble bien qu'il s'agisse de cellules glandulaires holocrines; il faudrait alors admettre qu'il y a une prolifération constante et active de l'épithélium de cette région, ce qui est en effet tout à fait probable.

Dans la région postérieure, qui comprend, sur les animaux intacts, un grand nombre de segments, l'épiderme est composé de cellules isodiamétriques, à noyau central, recouvertes d'une mince cuticule.

2° **Soies.** — Les soies ont été suffisamment décrites et figurées par CLAPARÈDE (1862, pl. IV, fig. 11; 1863, pl. XIII, fig. 15). BEDDARD a bien indiqué (1888) que les individus porteurs de soies capillaires et ceux qui n'en ont pas sont identiques.

Les bulbes sétigères et leur musculature spéciale ne paraissent rien présenter de particulier.

3° **Couches musculaires** (fig. 1 et 2). — Comme chez tous les Lombriciens, la musculature pariétale du Tubifex noir comprend une couche de muscles circulaires, située immédiatement sous l'épiderme, très mince, et une couche assez épaisse et fort irrégulière de muscles longitudinaux. Celle-ci, tout irrégulière qu'elle soit, laisse assez grossièrement distinguer de chaque côté un champ dorsal, un latéral et un ventral (fig. 1).

4° **Cœlome.** — Le cœlome est très vaste, à la seule exception des segments génitaux à l'époque de la maturité sexuelle. La somatopleure est réduite à sa plus simple expression et représentée, pourrait-on presque dire, par des vestiges. Les dissépiments, très incomplets, laissent les mérides contigus communiquer largement entre eux. La cavité générale renferme une lymphe très claire qui tient en suspension de peu nombreux lymphocytes très granuleux, sphériques, très petits et tout à fait semblables aux cellules chloragogéniques, qui ne s'en distinguent que par leur pigmentation plus sombre. Ces dernières se trouvent d'ailleurs souvent mêlées aux lymphocytes dans la lymphe.

5° **Appareil digestif.** — L'appareil digestif du Tubifex noir est excessivement simple. On pourrait être tenté de rapporter cette simplicité au régime particulièrement limivore de ce ver, mais on connaît des espèces, limicoles ou terricoles, qui ont un régime fort semblable et dont le tube digestif est assez compliqué.

La cavité buccale est béante sous le protoméride qui, creusé en gouttière, en forme la lèvre supérieure, le

bord antérieur ventral du deutoméride en formant la lèvre inférieure. Elle s'évase dans le deutoméride puis se rétrécit dans le tritoméride pour passer au pharynx. Elle n'est jusque-là qu'une invagination ectodermique prostomiale. On doit très probablement considérer comme un organe gustatif une espèce de crête très richement innervée de sa paroi supérieure qui fait saillie dans la cavité (fig. 1, B). Toute la cavité buccale est assez pauvrement musculeuse et ses mouvements sont très faibles. Aucune partie ne paraît pouvoir en être exsertile.

Le pharynx, qui lui fait suite, est un organe ovoïde à parois épaisses qui commence à peu près au milieu du tritoméride. Il ne semble pas posséder une musculature particulièrement puissante. Il paraît entouré d'un réseau nerveux très irrégulier émané de la région postérieure (?) du cerveau, mais je n'ai pu voir ce réseau et ses connexions avec une netteté suffisante.

Le pharynx s'étend jusqu'à la fin du 4e méride, où lui fait suite l'intestin, qui reste très uniforme jusque vers l'extrémité postérieure de l'animal. Sa paroi est formée de cellules un peu plus hautes que larges, à noyau situé un peu plus près de leur base que de la lumière du tube digestif. Il est entouré de minces fibres musculaires circulaires et longitudinales qui lui permettent des mouvements péristaltiques. Dès son origine il est recouvert d'une couche assez uniforme de cellules chloragogéniques pigmentées. Dans les derniers segments, dans toute la région où l'épiderme cesse d'être kératinisé et par suite papilleux, la paroi intestinale est très mince et permet certainement des échanges osmotiques très actifs entre son contenu d'une part, et, d'autre part, les sinus sanguins qui l'entourent.

6° **Appareil circulatoire.** — (Bibl. : ZENGER 1870, BEDDARD, 1888). Les notions que nous avons jusqu'ici sur cet appareil sont fort sommaires. On ne peut en être surpris quand on pense qu'un savant d'une habileté

extraordinaire comme l'était CLAPARÈDE dit que « cette espèce est tout à fait impropre à l'étude, à cause de son opacité ». Je suis cependant arrivé à voir très nettement les divers vaisseaux principaux du Tubifex noir.

La technique à suivre est extrêmement simple : le meilleur moyen de beaucoup pour étudier cet appareil consiste à examiner le ver vivant, *sans se servir de compresseur*, qui déforme considérablement, si délicatement qu'on l'emploie (1), mais en s'armant d'une patience suffisante.

Le système vasculaire du Tubifex noir présente une particularité fort remarquable, dont on ne connaît, que je sache, aucun autre exemple chez les Tubificidés. Elle m'a paru si nouvelle que je n'ai voulu l'admettre qu'après l'avoir soigneusement vérifiée. Le vaisseau dorsal, après être passé sous le cerveau, se divise, à peu près au niveau du tiers antérieur du protoméride, en deux branches qui se recourbent latéralement et ventralement et cheminent en s'éloignant l'une de l'autre et décrivant des sinuosités assez irrégulières. A l'extrémité postérieure du tritoméride, ces deux branches se rapprochent l'une de l'autre et s'anastomosent par une branche très courte (fig. 9), puis elles s'éloignent de nouveau un peu et se rapprochent encore pour se réunir sous un angle très aigu à l'extrémité postérieure du 4e méride, où elles forment alors le vaisseau ventral. Dans les quatre premiers mérides, le vaisseau dorsal envoie aux troncs ventraux-latéraux deux paires de vaisseaux latéraux (fig. 10) : la première part de l'extrémité postérieure du tritoméride, remonte jusqu'au niveau du bord antérieur du cerveau, puis redescend pour se jeter dans les troncs ventraux latéraux un peu en avant de la petite anastomose indiquée plus haut ; la deuxième part de l'extrémité postérieure du 4e méride, remonte jusqu'au niveau des pointes postérieures du cerveau et va se jeter dans les troncs ventraux-laté-

(1) Quand on désire employer cet appareil, le modèle de VIGUIER est tout particulièrement recommandable.

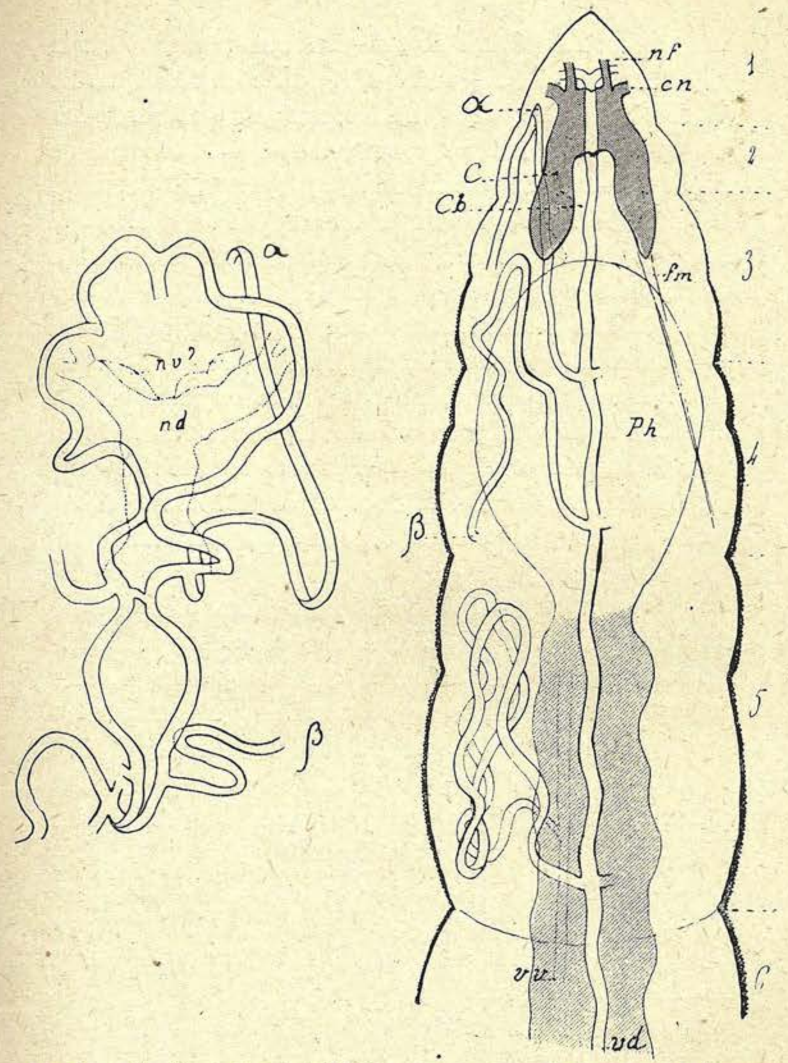


Fig. 9. — Système circulatoire de la région antérieure du *Tubifex ater* (Clap.), vu par la face ventrale. D'après des croquis faits sur le vivant.

α β : points où les vaisseaux latéraux passent sur les faces latérales et dorsale (voir fig. 10); *nv* ? ganglions en relation avec le système nerveux viscéral (?) ; *nd*, ganglion sous-buccal (deudoméride).

Fig. 10. — Cerveau (*C*) et appareil circulatoire de la région antérieure du *Tubifex ater* (Clap.), vu par la face dorsale. D'après des croquis pris sur des vers vivants.

α β : points où les vaisseaux latéraux passent sur les faces latérales et ventrales (voir fig. 9); *nf*, nerfs frontaux; *cn* connectifs péribuccaux ; *C*, cerveau ; *Cb*, cavité buccale ; *Ph*, bulbe pharyngien ; *fm*, fibres musculaires ; *vv*, vaisseau ventral ; *vd*, vaisseau dorsal.

raux un peu en avant de l'origine du vaisseau ventral impair. A partir du 5e méride, le vaisseau dorsal envoie au ventral, dans chaque méride, une paire de vaisseaux latéraux, d'abord très sinueux, mais qui le deviennent de moins en moins. Comme l'a déjà remarqué Beddard, il est impossible de donner le nom de « cœurs » à l'une ou l'autre de ces anses latérales. Dans les 12 à 15 derniers segments en avant de l'avant-dernier (sur des animaux intacts bien entendu), il y a une grosse anse vasculaire latérale de chaque côté, allant du vaisseau ventral au dorsal, un sinus péri-intestinal et un sinus sous-épidermique très développés. Dans l'avant-dernier méride et dans le périprocte on ne voit plus que le vaisseau dorsal et le ventral très ténus et de faibles anses périntestinales presque invisibles.

7° **Néphridies.** — Celles-ci sont très simples comme chez tous les Tubificidés. Elles se composent essentiellement : 1° d'un néphrostome formé de petites cellules à longs cils vibratiles, s'ouvrant dans un dissépiment à peu près en face du bord du tube digestif ; 2° un fin canal à parois minces et à lumière très étroite, dans laquelle battent les cils courts et nombreux des cellules qui en forment la paroi ; ce canal se dirige postérieurement jusqu'au deuxième tiers environ du méride qui le contient, puis revient en avant pour aboutir au pore néphridien situé, suivant la règle générale, en avant des soies ventrales. Le canal néphridien est entouré sur la plus grande partie de son pourtour d'une masse glandulaire irrégulière peu épaisse.

8° **Système nerveux et organes des sens.** — Ces organes n'ont encore jamais été ni décrits ni figurés. Ils sont très difficiles a voir. Pour en étudier la forme et les rapports, le mieux est encore d'arriver à les trouver sur l'animal vivant.

Le système nerveux central se compose, comme chez tous les Annélides, d'un cerveau et d'une chaîne ventrale. Le cerveau (fig. 10 et 11) est assez volumineux ; il se compose d'une partie médiane impaire et de deux grands lobes latéraux allongés. Son bord antérieur, situé à peu près au niveau de la moitié du protoméride, légèrement échancré en son milieu donne naissance à deux nerfs frontaux latéraux, et, sur ses angles latéraux, aux connectifs péribuccaux. Il ne semble pas exister de nerf frontal impair comme il s'en trouve chez une espèce voisine, le Clitellio des sables.

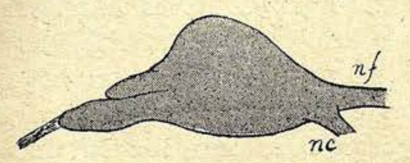


FIG. 11. — Cerveau du *Tubifex ater* (Clap.), vu de profil ; *nf*, nerf frontal ; *nc*, origins du connectif péribuccal.

Le cerveau est très renflé dans sa partie médiane et son épaisseur va en s'atténuant (fig. 11) dans les lobes postérieurs qui naissent latéralement de la partie médiane. Ces lobes vont en divergeant légèrement latéralement et se terminent en pointe au niveau où la cavité buccale passe au pharynx. Il est possible qu'ils donnent à cet endroit des nerfs qui aillent se perdre dans le réseau nerveux pharyngien, mais cela n'est pas très évident. Les connectifs péribuccaux sont relativement courts et étroits ; ils aboutissent, après s'être renflés en un ganglion peu volumineux, à un gros ganglion sous-buccal en forme de V très ouvert, nettement échancré

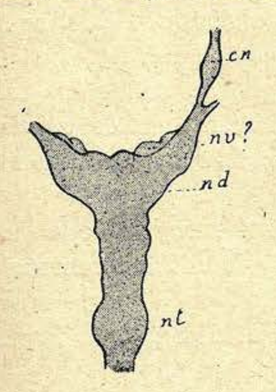


FIG. 12. — Commencement de la corde nerveuse ventrale du *Tubifex ater* (Clap.) ; *cn* connectif péribuccal ; *nv ?* ganglions en relation avec le système nerveux viscéral (?) ; *nd*, ganglion sous-buccal ; *nt*, ganglion du tritoméride.

au milieu de son bord antérieur (fig. 12). Le ganglion sous-buccal porte sur sa face dorsale des épaississements ganglionnaires qui paraissent être en relation avec le système nerveux viscéral. Le ganglion sous-buccal est situé entièrement dans le deutoméride ; dans le tritoméride lui fait suite un cordon nerveux assez large présentant d'abord trois renflements peu accentués, puis un véritable ganglion. Dans les deux ou trois mérides suivants, la corde nerveuse ventrale est renflée en ganglions de moins en moins gros situés immédiatement en avant du dissépiment postérieur, puis il est impossible de distinguer des renflements métamériques quelconques.

Le système nerveux viscéral qui existe certainement autour du pharynx paraît peu développé et ses connexions ne sont pas nettes.

Les organes des sens paraissent réduits aux terminaisons tactiles du prostomium et peut-être gustatives de la crête médiane du plafond buccal décrite plus haut.

9° **Organes génitaux.** — Ces organes ont été étudiés par BEDDARD (1888, p. 490-492, pl. XXIII, fig. 6 à 9), et ses observations lui ont permis de mettre en évidence les affinités réellement tubificiennes de ce ver, regardé comme un *Clitellio* par CLAPARÈDE, VAILLANT, ZENGER.

J'ajouterai seulement que : le mésenchyme de la face postérieure du dissépiment 11/12 produit au moment de la maturité sexuelle, par prolifération d'avant en arrière, un ovisac médian impair et dorsal dans lequel est inclus le spermiducte (fig. 4, 5 et 6).

BEDDARD (1888) parle d'un pénis chez le Tubifex noir. Or, j'ai examiné des centaines d'individus de cette espèce : je n'ai jamais rien vu qui ressemblât à un pénis proprement dit, exsertile et fonctionnel. Cet organe est si évident quand il existe (comme chez le *Clitellio* par exemple), qu'il serait bien surprenant qu'il y en ait un

et qu'on ne puisse le voir. ZENGER a décrit les spermataphores du *Pelorycotes inquilina*, qui est certainement identique au Tubifex noir.

10° **Reproduction, développement.** — On ne sait rien de la reproduction du Tubifex noir. J'ai trouvé dans le milieu qu'il occupe, des cocons qui pourraient provenir de ce ver, mais la question demande à être élucidée.

11° **Régénération.** — Le Tubifex noir est doué d'une faculté de régénération extraordinaire. On en trouve fréquemment dans la nature dont l'une des extrémités, le plus souvent la postérieure, mais parfois aussi l'antérieure, a été rompue et est en voie de régénération très active.

Sp. TUBIFEX SALINARUM (G. Ferr.)

Hemitubifex S. G. FERRONNIÈRE, 1899, p. 242, pl. XIX, fig. 6-7. — Canaux et réservoirs des marais salants et parcs à huîtres. Traict du Croisic.
?? *Clitellio irroratus* VERRIL, 1873 (G. FERR.).
= ? *T. rivulorum* LMK. [T. *tubifex* (Müll.)]. (Voir G. FERRONN., 1901, p. 74.)

Je n'ai pas eu l'occasion d'observer cette espèce. Les indications de FERRONNIÈRE, quoique très sommaires, permettraient probablement de la reconnaître.

Sp. TUBIFEX COSTATUS (Clap.)

Heterochæta c. CLAP., 1863, p. 25; pl. XIII, fig. 16 à 19. Saint-Vaast-la-Hougue, marin.
Psammobius hyalinus LEVINSEN, 1884, p. 224. Danemark, marin.
H. c. BENHAM, 1891, p. 188; pl. V et VI, fig. 1 à 32. Sheerness, marin.
H. c. G. FERRONNIÈRE, 1899, p. 236; pl. XIX, fig. 35. Le Croisic, Donges, Saint-Nazaire. — 1901, pl. II, fig. *f-j*.
Psammoryctes c. MCHLSN, 1900, p. 52.
T. c. D°, *ibid.*, p. 524.
T. c. J. STEPHENSON, 1911, fig. 1, p. 34; pl. I, fig. 1. Clyde, marin.

Œcologie, Ethologie.

M. G. FERRONNIÈRE a rapporté (1901) d'assez nombreuses observations sur ce ver et je ne puis qu'en confirmer la plupart. Les conditions physico-biologiques de la région de la Hougue sont fort différentes, dans l'ensemble, de celles que présente l'estuaire de la Loire; on y peut toutefois retrouver les mêmes faciès. Je n'ai point remarqué l'acclimatation à l'eau plus ou moins saumâtre ou sursalée du Tubifex à côtes, dont parle M. FERRONNIÈRE, mais il est certain que c'est un ver très euryhalin. Cependant sa distribution bathymétrique est fort restreinte (dans la région de la Hougue et particulièrement autour de l'île Tatihou); on le trouve dans les débris d'algues et de zostères, dans le sable plus ou moins vaseux, à un niveau équivalent à celui des *Fucus platycarpus* et *vesicusolus*, niveau généralement fort net dans la région en question.

Le Tubifex à côtes est un ver très peu actif si on le compare au Clitellio par exemple, mais très agile si on prend comme terme de comparaison le Tubifex noir. Comme ce dernier, il paraît être exclusivement limivore; c'est même là la source d'une assez grande difficulté dans l'étude microtomique de ce ver, à cause des nombreuses particules arénacées dont est bourré le tube digestif ; cette difficulté ne se rencontre pas pour le Tubifex noir, qui absorbe une vase impalpable, extrêmement ténue, alors que le Tubifex à côtes vit dans un sable très fin, mais relativement plus grossier.

Organisation.

L'organisation du Tubifex à côtes, sur laquelle CLAPARÈDE (1861) n'avait donné que des indications très sommaires, a été étudiée par BENHAM (1891) avec des détails minutieux, particulièrement en ce qui concerne les soies et les **organes génitaux.** L'étude de la variabilité de la forme et de la distribution des soies en éven-

tail des faisceaux dorsaux antérieurs a été entreprise par FERRONNIÈRE (1901) et par STEPHENSON (1911). Ce dernier a donné une figure diagrammatique (*op. cit.*; fig. 1, pl. I) de l'**appareil circulatoire.** J'ajouterai à ce que l'on connaît les quelques renseignements suivants :

1° **Tube digestif** (fig. 13). — La bouche s'ouvre, comme d'habitude, à la face ventrale, entre le proto et le deutoméride; la face ventrale du protoméride en forme la lèvre supérieure et la lèvre inférieure est formée par le bord ventral antérieur du deutoméride, quelque peu épaissi et festonné. Elle donne accès dans une vaste cavité buccale qui s'étend jusque vers le milieu du tritoméride ; les parois de celle-ci sont peu épaisses, formées d'un épiderme de cellules à peu près cubiques présentant vers l'extérieur une mince cuticule et recouvrant une musculature assez développée ; le tout est richement innervé. A la cavité buccale fait suite un pharynx volumineux à parois épaisses présentant des zones longitudinales d'épaississement et d'amincissement qui ne paraissent pas distribuées avec régularité. Le pharynx s'étend jusque vers le deuxième tiers du 5e méride, où lui fait suite un intestin qui s'étend uniformément jusqu'à l'extrémité postérieure sans qu'on y puisse distinguer nettement des régions distinctes. Il est entouré d'une enveloppe péritonéale assez épaisse et sombre, qui va en s'atténuant progressivement à mesure qu'on approche de la région rectale.

2° **Système nerveux** (fig. 13 et 14). — M. FERRONNIÈRE (1899, pl. XIX, fig. 4) a publié une figure du cerveau du Tubifex à côtes; cette figure est exacte mais incomplète. Ce cerveau est évidemment formé de deux lobes concrescents, unis dans leur région médiane, où ils sont plus épais. A son extrémité antérieure, chaque lobe donne naissance à un gros nerf qui se divise en avant de la bouche pour fournir le connectif péribuccal et un nerf frontal qui se ramifie abondamment et va

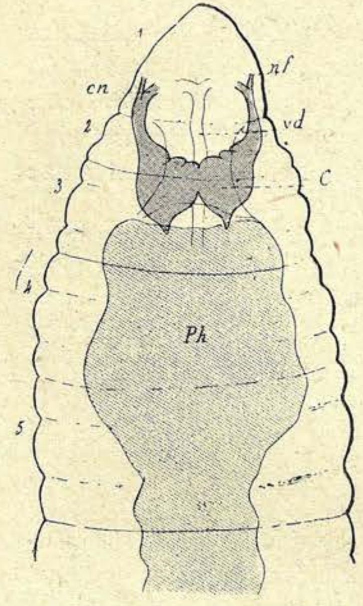


FIG. 13. — Région antérieure du *Tubifex costatus* (Clap.), vue par la face dorsale.
C, cerveau ; *nf*, nerf frontal ; *cn*, connectif péribuccal ; *vd*, vaisseau dorsal ; *Ph*, bulbe pharyngien, *1*, *2*, *3*, etc., mérides successifs.

FIG. 14. — Région antérieure du *Tubifex costatus* (Clap.), vue par la face ventrale. — *B*, bouche ; *C*, cerveau supposé vu par transparence (pour indiquer sa position) ; *cn*, connectifs péribuccaux; *cv*, chaîne nerveuse ventrale.

innerver le protoméride. Les connectifs péribuccaux, après avoir subi sur la face ventrale quatre ou cinq renflements ganglionnaires de plus en plus gros, se réunissent pour former immédiatement la chaîne nerveuse ventrale. Celle-ci ne présente pas de ganglions proprement dits et donne simplement naissance dans chaque méride à deux nerfs latéraux qui naissent par des racines épaisses.

Je n'ai pu mettre en évidence de système nerveux viscéral.

3° **Régénération.** — Les Tubifex à côtes sont des vers extrêmement fragiles; ils se rompent avec la plus grande facilité sous la moindre influence. Ils sont doués d'une faculté de régénération très développée et

ils se multiplient certainement par scissiparité et régénération consécutive.

G. **Clitellio** (Sav.)

Cl. Sav., 1820 (part.); Clap., 1861, 1862 (part.); Bedd., 1888, 1895.
Peloryctes Leuck., 1849 (non Zenger, 1870 !)

Sp. CLITELLIO ARENARIUS (Müll)

Lumbricus a. Müll., 1776, p. 216. Danemark, marin.
L. a. O. Fabr., 1780, p. 280. Groenland, marin.
Cl. a. Sav., 1820, p. 104.
Peloryctes a. Leuckart, 1849, p. 161. Islande, marin.
Cl. a. Clap., 1861, p. 102; pl. III, fig. 1-18. Ile de Sky, marin.
Cl. a. Clap., Bedd., 1888; pl. XXIII, fig. 1-5. Plymouth, marin.
Cl. a. G. Ferr., 1899, p. 246. Le Croisic, marin.
Cl. a. Mchlsn, 1911. Côte de Murman.

Œcologie, Ethologie.

Le Clitellio des sables est certainement l'un des vers les plus communs de nos côtes. Il est surprenant que Claparède, qui l'avait étudié à l'île de Sky, ne l'ait pas retrouvé à Saint-Vaast-la-Hougue, où il est beaucoup plus abondant que n'importe quel autre Tubificidé thalassophile.

Il vit très généralement en masses compactes d'individus très nombreux, entremêlés et enchevêtrés, dans le sable plus ou moins vaseux, sous des pierres qui y maintiennent une humidité suffisante, à la base du niveau à *Fucus vesiculosus*, c'est-à-dire dans une zone baignée à chaque marée. C'est un animal très actif et, quand on soulève des pierres dans des endroits convenables, on voit facilement des paquets de ces vers qui grouillent littéralement ; ces pierres reposent sur un sable assez grossier mêlé de vase noire et recouvrent une véritable couche de Clitellios qui fourmillent,

innombrables. Ils voisinent souvent avec des Tubifex noirs et à côtes, des Monopylephores et des Enchytréoïdes; mais, quoique ils puissent se trouver ensemble, chacun de ces vers a son habitat plus particulier, qu'il serait assez difficile cependant de définir avec précision. Ils exigent tous une humidité assez constante, ils continuent à vivre fort bien et pendant longtemps dans l'eau, alors que la dessiccation les fait périr rapidement. Ils habitent tous du sable plus ou moins vaseux; j'ai déjà indiqué que celui qui résiste le mieux à la putréfaction est le Tubifex noir, ceux qui exigent l'eau la plus pure sont les Monopylephores. Ils vivent tous de débris végétaux en décomposition; ceux qui absorbent en même temps le plus de particules sableuses sont le Tubifex noir et le Tubifex à côtes. En somme, et pour nous résumer, ces diverses espèces occupent des points à faciès fort semblables, qui se chevauchent les uns les autres pour ainsi dire et qu'on ne peut considérer comme particuliers à l'une d'elles que quand celle-ci y domine.

Le Clitellio domine sous les pierres qui recouvrent une couche de sable à vase assez abondante et gardant une faible quantité d'eau.

Organisation.

L'organisation du *Clitellio* a été bien étudiée dès 1849 par Leuckart, puis Claparède (1861) en a fait une étude plus détaillée, et enfin Beddard (1881) y a ajouté des données fort importantes.

1° **Epiderme.** — L'épiderme du Clitellio ne paraît pas présenter de particularité bien remarquable. Il se compose essentiellement, comme chez la plupart des Tubificidés, de trois sortes de cellules, différemment distribuées suivant les régions du corps : cellules de soutien, cellules sensitives, cellules glandulaires mucipares. Tout l'épiderme du protoméride est formé pres-

que exclusivement de longues cellules sensitives, recouvertes d'une cuticule extrêmement mince, presque nulle, qui reçoivent les innombrables ramifications des nerfs frontaux. Puis, à partir du deutoméride, l'épiderme comprend les trois sortes de cellules, mais les sensitives et surtout les glandulaires dominent ; tout le corps de l'animal est constamment enveloppé d'un abondant mucus. Dans la région du clitellum, il n'y a plus guère que des cellules mucipares, particulièrement développées au moment de la maturité sexuelle et de la ponte, où elles interviennent dans la formation du cocon, formation dont le mécanisme sera décrit plus loin. Au delà du clitellum, l'épiderme reprend graduellement les caractères qu'il avait en avant et, à mesure que l'on approche de l'extrémité postérieure, les cellules dites de soutien, ou cellules épidermiques indifférenciées, dominent. Tout cet épiderme est recouvert d'une cuticule plus ou moins épaisse, striée irrégulièrement de lignes de plus grande épaisseur qui donnent à la peau du ver une apparence parcheminée observée et fort bien représentée dès 1861 par CLAPARÈDE (pl. III, fig. 18 (1)).

2° **Soies.** — Les soies ont été, quoi qu'en dise BEDDARD (1888), parfaitement décrites et figurées par CLAPARÈDE. Cependant ce dernier, en disant que la description du *Pelorycles arenarius* Leuck. concorde exactement avec l'Oligochète de Sky, ajoute : « Le seul trait qui pourrait paraître particulier à celui-ci, serait l'extrémité bifide des soies. Cela suffirait largement sans doute à établir une différence spécifique. Toutefois, comme j'ai considéré moi-même pendant longtemps les soies de ce Clitellio comme simples à l'extrémité, et que le seul emploi de grossissements plus forts m'a permis de reconnaître qu'elles sont réellement bifides (V. pl. III, fig. 17), je ne saurais accorder trop d'importance à ce

(1) Page 103, CLAPARÈDE renvoie par erreur à la planche IV.

caractère. » En réalité, il n'y a certainement pas là une question de grossissement ; on peut trouver dans le même paquet de Clitellio ramassés sous la même pierre, des individus porteurs de soies bifides et d'autres porteurs de crochets simples; bien mieux, le même individu peut présenter en diverses régions de son corps des soies bifides et des soies simples (celles-ci aux faisceaux ventraux de la partie antérieure). Cela peut s'observer nettement avec de forts grossissements, notablement plus forts que ceux que CLAPARÈDE appelait très forts.

Ainsi donc et malgré l'opinion même de CLAPARÈDE, on ne peut voir dans la simplicité ou la bifidité de l'extrémité distale des soies une différence spécifique.

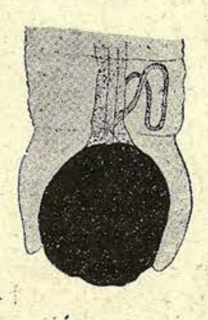
3° **Couches musculaires.** — La couche des fibres musculaires circulaires est mince ; celle des muscles longitudinaux est assez épaisse. Il ne semble pas qu'on y puisse distinguer de champs musculaires.

4° **Cœlome.** — Le cœlome est vaste, mais dans toute la région antérieure il est bourré d'organes et d'une lymphe tenant en suspension de nombreux lymphocytes disciformes, ovoïdes ou fusiformes (CLAPARÈDE en a figuré quelques-uns de cette dernière forme), à protoplasme très finement granuleux, à noyau peu distinct. Dans les régions moyenne et surtout postérieure, la lymphe est bien moins abondante, il n'y a plus que le tube digestif, les vaisseaux sanguins et un péritonéum peu pigmenté et l'animal, très translucide sur toute son étendue, y devient remarquablement transparent. Les dissépiments sont très minces, incomplets, et laissent communiquer largement la cavité générale des mérides successifs.

5° **Tube digestif** (fig. 16). — Le tube digestif débute par une cavité buccale très réduite, s'ouvrant entre deux lèvres épaisses et musculeuses. Elle donne accès dès le début du deutoméride dans un pharinx à parois

épaisses, à peine renflé, qui s'étend à peu près jusque vers la fin du tritoméride. Là lui fait suite, sans qu'il y ait entre eux de démarcation nette, un œsophage à parois très épaisses, qui s'étend jusqu'à la fin du 6e méride. Il passe alors à un intestin à parois minces, enveloppé, ainsi que les vaisseaux sanguins, particulièrement le dorsal, de cellules chloragogéniques pigmentées, jaunâtres. Cet intestin se continue, uniforme, seulement légèrement étranglé au niveau de chaque dissipément, jusque dans la région postérieure du corps, où il perd très graduellement (ainsi que les vaisseaux sanguins) son revêtement de cellules péritonéales.

La nutrition du Clitellio ne se fait pas, comme celle du Tubifex noir, par absorption continue des substances que l'animal trouve autour de lui, mais par celle de véritables bols alimentaires, qui cheminent de proche en proche par les mouvements péristaltiques dont est animé le tube digestif grâce aux deux minces couches des fibres musculaires circulaires et longitudinales qui l'enveloppent. La digestion comprend très vraisemblablement une phase mécanique dans le pharynx et l'œsophage et une phase chimique dans la région pigmentée de l'intestin. Au delà de celle-ci, on peut voir les matières de déchet formant une véritable boule entourée de mucus, repoussées petit à petit vers l'extrémité postérieure dans l'intestin qui se dilate considérablement pour leur livrer passage et reprend ensuite sa forme et ses dimensions normales (fig. 15).



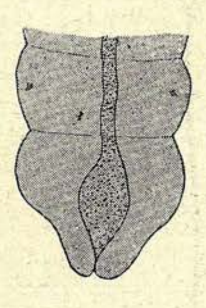


FIG. 15. — Deux aspects successifs de l'extrémité postérieure du *Clitellio arenarius* (Müll.) au moment de l'expulsion des fécès.

6° **Appareil circulatoire**. — CLA-

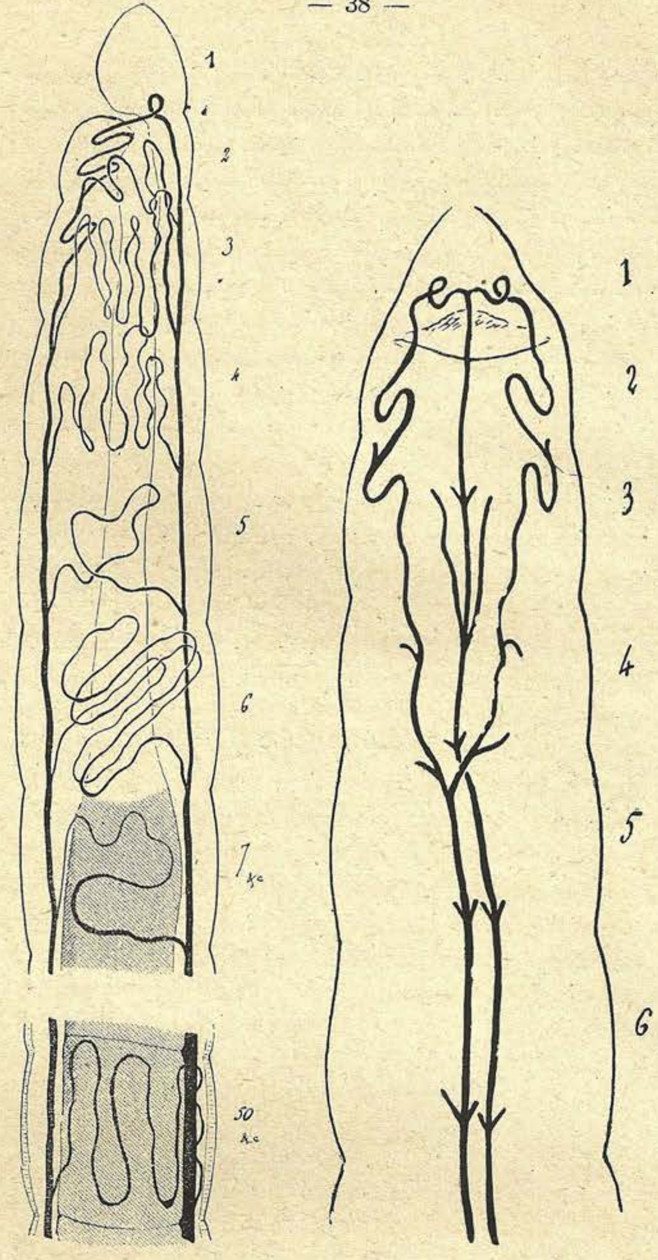


Fig. 16. — Appareil circulatoire du *Clitellio arencrius*, (Müll.) vu de profil.

Fig. 17. — Appareil circulatoire de la région antérieure de *Clitellio arenarius*, vu par la face ventrale. Le vaisseau dorsal est supposé vu par transparence.

Parède (1861) a donné une description très sommaire de cet appareil ; Beddard (1888) a précisé la position des « cœurs ».

Le vaisseau dorsal (fig. 16 et 17) se prolonge jusque vers le milieu du protoméride, un peu en avant du bord antérieur du cerveau. Là, il se divise en deux branches latérales qui remontent chacune dorsalement pour redescendre presque aussitôt assez brusquement vers la face ventrale, laissant entre elles la cavité buccale, qu'elles contournent. Puis chacune de ces branches décrit deux ou trois sinuosités assez accentuées dans le sens ventro-dorsal, ce qui les amène jusque vers la fin du tritoméride, et continuant leur trajet sinueux le long de la face ventrale, elles vont se réunir vers la fin du 4e méride pour former le vaisseau ventral impair.

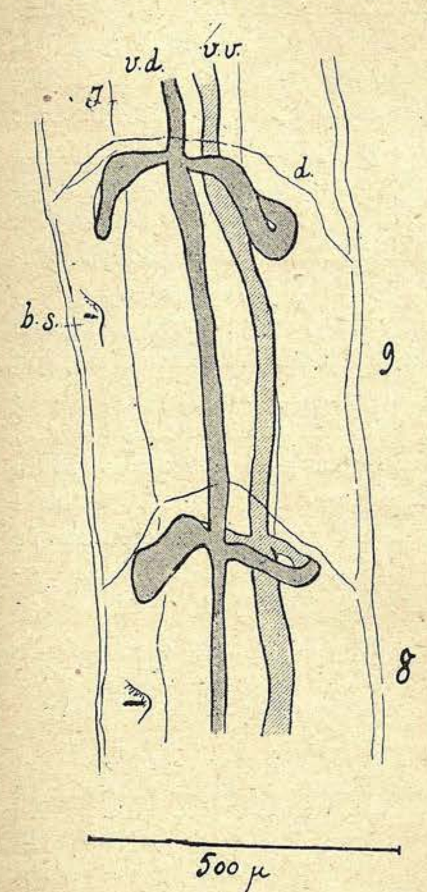


Fig. 18. — Les « cœurs » d'un *Clitellio arenarius* (Müll.) jeune.

Les deux vaisseaux longitudinaux sont en outre reliés par une paire d'anses anastomotiques latérales dans chaque méride. Celles des 8e et 9e mérides (fig. 18) sont larges, dilatées, surtout dans leur région médiane, et

on les voit animées de pulsations assez régulières par lesquelles elles chassent le sang *du vaisseau dorsal dans le ventral ;* on leur a donné le nom de « cœurs » ; ces cœurs sont situés tout contre le dissépiment postérieur des mérides où ils se trouvent. Dans toutes les anses latérales antérieures à celles-là, le cours du sang est le même. Celles du 6e et celles des 4 premiers mérides (ces dernières faisant communiquer le vaisseau dorsal avec les troncs ventraux latéraux) sont très allongées, repliées de nombreuses fois sur elles-mêmes d'une manière assez irrégulière. Comme l'a déjà remarqué Claparède (1861, p. 103) très justement, les anses anastomotiques latérales deviennent de plus en plus sinueuses dans la région postérieure; comme en même temps les téguments y deviennent de plus en plus minces, il est extrêmement vraisemblable que c'est dans cette région que s'effectue la respiration; on est alors amené à conclure que le cours du sang doit y avoir lieu du vaisseau ventral vers de dorsal, mais je n'ai pu vérifier cette hypothèse. Dans tout le trajet du vaisseau dorsal, qui est étroitement accolé au tube digestif jusqu'en avant du clitellum, le sang est chassé d'arrière en avant. Toutes les anses anastomotiques antérieures naissent du vaisseau dorsal et vont se jeter dans le vaisseau ventral à l'extrémité postérieure du méride qui les contient. Je n'ai pu voir les extrémités des anses latérales des derniers segments avec une netteté suffisante.

7° **Néphridies** (fig. 19). — Elles sont très simples et ressemblent tout à fait à celles du Tubifex à côtes (décrites et figurées par Benham (1891) et à celles du Tubifex noir (V. *supra*). Elles ont un néphrostome cilié s'ouvrant presque sur la

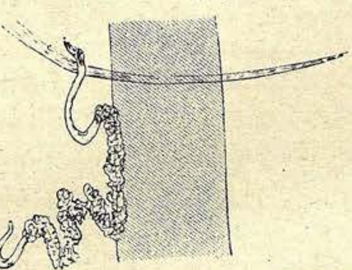


Fig. 19. — Néphridie du *Clitellio arenarius.* (Müll.)

face ventrale, tout près du tube digestif. Un fin canal, entouré sur presque toute sa longueur de cellules péritonéales glandulaires très granuleuses lui fait suite et va s'ouvrir à l'extérieur en avant des soies ventrales et un peu plus près de la ligne médiane ventrale.

8° **Système nerveux et organes des sens.** — Le système nerveux, sur lequel on ne pourrait trouver que quelques indications excessivement sommaires de CLAPARÈDE, présente à considérer : *a*) le cerveau ; *b*) la chaîne ventrale ; *c*) un système nerveux viscéral.

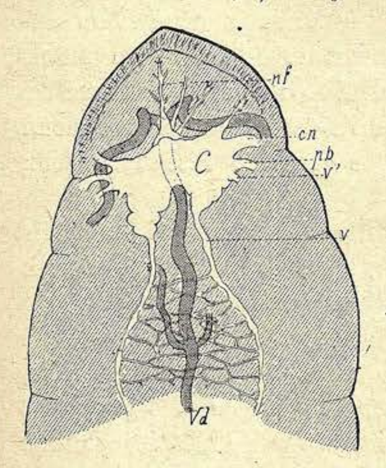


FIG. 20. — Cerveau du *Clitellio arnarius*. (Müll.) — *C*, cerveau ; *nf*, nerf frontal ; *cn*, connectif péribuccal ; *pb*, nerf innervant le pourtour de l'orifice buccal ; *v* et *v'*, nerfs mettant en relation le cerveau avec le réseau nerveux péripharyngien ; *Vd*, vaisseau dorsal.

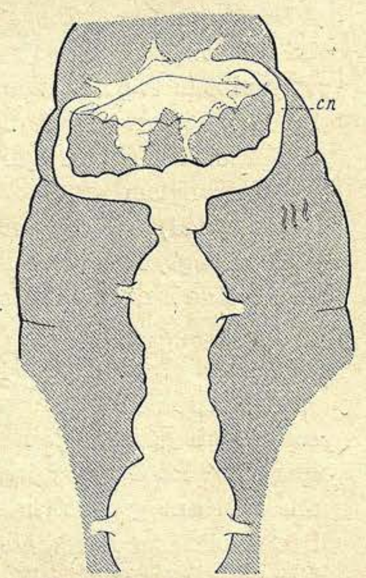


FIG. 21. — Corde nerveuse ventrale du *Clitellio arenarius* (Müll.) — *cn*, connectif péribuccal.

a) Le cerveau (fig. 20) est formé de deux moitiés fort nettes dans la région postérieure, mais qui sont intimement réunies dans les régions moyenne et antérieure. Il est quelque peu convexe en avant, donnant même naissance au milieu de son bord antérieur à une grosse racine impaire d'où se détachent quelques nerfs frontaux qui se ramifient très abondamment pour innerver

le prostomium. Sur chacun de ses bords latéraux il donne naissance, d'avant en arrière, à quatre racines : une assez grosse, mais qui s'atténue assez vite en produisant de très nombreuses ramifications, c'est un nerf frontal latéral; une deuxième plus grosse qui va devenir le connectif péribuccal; une troisième moins grosse : c'est un nerf péribuccal, qui va innerver les lèvres, au moins l'inférieure; enfin une quatrième, moins grosse encore, qui paraît bien être en relation avec le système nerveux viscéral.

Le cerveau se prolonge en arrière en deux lobes formés chacun de trois renflements de moins en moins volumineux et qui s'atténuent finalement au niveau du bord postérieur du deutoméride en donnant chacun naissance à un nerf qui se rend au réseau nerveux péripharyngien.

b) (fig. 21). Les connectifs péribuccaux, très étroits et très longs, se réunissent, après avoir subi un certain nombre de renflements de plus en plus volumineux, en un ganglion sous-buccal peu volumineux, auquel fait suite une chaîne ventrale dont la région antérieure, jusqu'à la fin du 4[e] méride, paraît formée de ganglions coalescents mais ne produit de nerfs latéraux évidents que dans les 3[e] et 4[e] mérides. A partir de ce dernier elle s'atténue graduellement, devient assez rapidement très étroite et ne présente pas, jusqu'à l'extrémité postérieure, de particularités bien visibles.

c) Le système nerveux viscéral (fig. 20) est essentiellement formé d'un très riche réseau péripharyngien dont on a déjà vu les connexions. Il s'atténue progressivement à l'extrémité postérieure du pharynx et devient à partir de là excessivement difficile à suivre, si toutefois il existe plus postérieurement.

9° **Organes génitaux**. — Ces organes ont été parfaitement étudiés avec de plus en plus de détail, de précision et d'exactitude, par Leuckart (1849), Claparède (1861) et Beddard (1888).

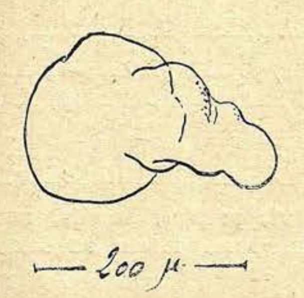


Fig. 22. — Un pénis de *Clitellio arenarius.* (Müll.)

Le bulbe pénien (fig. 22) quand il est exsert, au moment de la reproduction, est extrêmement visible. Chez les individus d'assez grande taille on peut même le voir à l'œil nu.

10° **La reproduction et le développement** seront étudiés avec quelque détail dans la seconde partie.

11° **La régénération** est très active. La multiplication par scissiparité et régénération consécutive est certainement normale chez cette espèce. Ce fait était déjà connu des anciens auteurs (Fabricius, Leuckart).

G. **Monopylephorus** [Levinsen]

M. Levinsen, 1884, Friend, 1912, p. 102.

Incl. *Vermiculus* Goodrich, 1892; Beddard, 1895; E. Perr., 1897; G. Ferronn., 1899; Mchlsn, 1900, p. 40 (non Dalyell, 1853, Nemert).

Bothrioneuron Stolc, 1886; Bedd., 1895.

B^m Mchlsn, 1900, p. 54.

Rhizodrilus Fr. Smith, 1900; Mchlsn, 1900, p. 522.

Sp. MONOPYLEPHORUS FLUVIATILIS (G. Ferr.)

Vermiculus fl. G. Ferronn.,. 1899, p. 294, pl. XIX, fig. 10-12. Donges (embouchure de la Loire), eau saumâtre.

V. limosus G. Ferronn., *ibid.*, p. 248 (non Hataï, 1898).

? *Monop. rubroniveus* Levinsen, 1884 (G. Ferronn.).

Sp. MONOPYLEPHORUS GLOTINI (G. Ferronn.)

Vermiculus Gl. G. FERRONN., 1899, p. 250, pl. XIX, fig. 13-15. Embouchure du Leguer, anse de Pouldavid; eau saumâtre.

Sp. MONOPYLEPHORUS (?) INTERMEDIUS G. Ferr.

Vermiculus i. G. FERRONN., 1901, *passim*; nomin., nec descrip., pl. III, fig. *d-é*. Paimbœuf, marin ou d'eau saumâtre.

Je n'ai observé aucune des trois espèces ci-dessus.

MONOPYLEPHORUS sp.

Il se trouve à Tatihou, en milieu franchement marin, à peu près à la limite des pleines mers de morte-eau, des vers qui appartiennent certainement à ce genre. Ils sont facilement reconnaissables, même à l'œil nu, grâce à la teinte qu'ils doivent au développement très considérable de leur appareil circulatoire, et à leur taille, plus grande que celle des *Clitellio*. Je n'en ai trouvé jusqu'ici que des exemplaires immatures et ne puis les rapporter à l'une des espèces déjà décrites; ils ne présentent rien qui rappelle si peu que ce soit les poils qui couvrent le corps du *M. pilosus* (Goodrich) et, contrairement à ce dernier, ils se distinguent parfaitement, à l'œil nu, du *Tubifex costatus* (Clap.).

O. **ENCHYTRÆIMORPHA**

O. *E.* E. PERR., 1897, p. 1717; J. D., 1919.

F. : **ENCHYTRÆOIDIDÆ** J. D.

F. *E.* J. DELPHY, 1919, p. 195.

G. : **Enchytræoïdes** Roule

E. ROULE, 1888, p. 309; incl. in *Marionia* MCHLSN, 1889, BEDD., 1895; E. PERR., 1897.

Sp. ENCHYTRÆOIDES ENCHYTRÆOIDES (St-Loup)

Pachydrilus e. SAINT-LOUP, 1885. Marseille, marin.
Enchytræoïdes Marioni ROULE, 1888. Marseille, marin.

Marionia e. MICHLSN, 1889; BEDD., 1895; E. PERR., 1897.
?? [? *Enchytræoïdes Marioni* Saint-Loup, G. FERRONN., 1899, p. 279. Le Croisic, marin].
Enchytræus Marioni Roule, A. VAYSSIÈRE, 1920, p. 99. Côte occidentale du golfe de Marseille, region de Carry, région côtière, zone émergée.

Œcologie, Ethologie.

L'Enchytréoïde a été étudié d'abord à Marseille par R. SAINT-LOUP (1885), puis par ROULE (1888 et 1889). M. G. FERRONNIÈRE (1899), a cru en retrouver un exemplaire au Croisic, mais les indications qu'il donne ne permettent pas de croire qu'il s'agisse de la même espèce. Au contraire, bien qu'ils en diffèrent par quelques détails que je vais indiquer ou rappeler, les vers de la région de la Hougue que j'ai décrits (1919 et 1920) sous le nom d'Enchytréoïdes ne peuvent certainement pas être séparés spécifiquement de ceux que ROULE a observés.

Quoique les conditions physico-biologiques dans lesquelles vivent les Enchytréoïdes méditerranéens n'aient été indiquées que d'une façon fort sommaire, elles paraissent bien présenter quelque analogie avec celles où vivent ceux des côtes de la Manche. En effet, M. ROULE (1889) dit que ce ver est « très commun dans les rochers à fleur d'eau qui bornent au nord l'entrée du Vieux-Port de Marseille » et plus loin, que cette espèce est « marine », et habite les eaux quelque peu saumâtres. M. VAYSSIÈRE (1920), la place parmi les êtres qui habitent la région côtière (zone émergée et zone immergée de 0 à 3 ou 4 mètres) et qui sont presque toujours hors de l'eau.

Je ne répèterai pas ici ce que j'ai déjà dit (1919) de l'habitat des Enchytréoïdes de la Hougue. J'ajouterai seulement que leur habitat de prédilection est formé des amas de végétaux rejetés à la côte par la mer et plus ou moins en décomposition : aussi se trouvent-ils toujours à la limite supérieure du flot des marées de morte-eau,

L'Enchytréoïde ressemble et par son aspect extérieur, et par son habitat, et par ses mœurs, au Clitellio. On dirait vraiment à première vue un Clitellio de plus petite taille. Comme ce dernier, c'est par myriades qu'on le trouve, du moins à l'époque de la reproduction.

Organisation.

L'organisation de ce ver a été étudiée jusque dans les détails et d'une manière parfaite, de même que son développement, par L. ROULE (1889, pp. 280-327). J'ai publié tout récemment (1920), quelques remarques sur les vers que j'ai observés, en insistant sur les différences, légères d'ailleurs, que ceux-ci présentent avec les Enchytréoïdes méditerranéens. Je ne rappellerai ici que les points les plus importants.

Il me faut d'abord insister sur une remarque fort importante de L. ROULE (et qui n'est pas spéciale à l'Enchytréoïde) : « Il existe suivant les individus adultes des variations assez grandes dans le nombre définitif des segments ;... Il est assez important de mentionner ces variations, car plusieurs espèces d'oligochètes et d'autres Annélides ont été établies par divers auteurs d'après un nombre fixe d'anneaux, alors que les autres caractères concordent avec ceux des espèces voisines ; il est probable, en effet, que la quantité des segments, lorsque ces derniers sont abondants, est sujette à varier d'un individu à l'autre chez la plupart des Annélides ». (*Op. cit.* pp. 280-281). Des remarques identiques pourraient être faites en ce qui concerne la longueur du corps, le nombre, la disposition et la longueur relative des soies.

Chez les Enchytréoïdes de la Manche comme chez ceux de la Méditerrannée, le nombre moyen des mérides est d'environ une cinquantaine. Mais alors que M. ROULE indique pour ceux qu'il a observés une longueur

variant de 10 à 12 mm. avec un maximum de 15 mm. cette dernière longueur me paraît être une moyenne pour ceux que j'ai eu l'occasion d'étudier.

Pour toutes les particularités anatomiques que je passerai sous silence, je ne puis que confirmer entièrement les observations de M. ROULE et renvoyer à ses descriptions et à ses figures. Les points qui doivent donner lieu à quelques remarques sont les suivants :

1° **Soies.** — Les soies sont de formes variables. J'en ai donné une figure (1920, p. 236), où leur aspect général est assez bien indiqué, mais où elles sont représentées trop larges pour leur longueur. Je rappelle que c'est leur variabilité qui a amené M. MICHAELSEN à croire que MM. SAINT-LOUP et ROULE avaient étudié deux espèces différentes.

2° **Lymphocytes.** — Les lymphocytes se présentent bien sous les diverses formes et avec la structure décrites par M. ROULE. Mais je ne crois pas que les granulations que ce savant y a colorées par le vert de méthyle acétifié et osmiqué « répondent à des particules de substance nucléaire » comme il le dit, ce qui l'a amené à conclure que ces éléments, à noyau fragmenté, sont en voie de dégénérescence. Les éléments libres de la lymphe présentent tous les passages entre la forme et la structure des cellules chloragogéniques (péritonéales) proprement dites et celles des amibocytes proprement dits ; mais ces derniers, à endoplasme très hyalin, à membrane extrêmement mince et purement ectoplasmique, à prolongements très ténus et situés soit à une extrémité, soit à deux extrémités opposées et amincies, présentent un vrai noyau où la chromatine se colore bien par le vert de méthyle (employé en solution aqueuse à 1% additionnée de 10% d'acide acétique, *sans addition d'acide osmique* (1)). Ce n'est que par extension

(1) M. ROULE n'indique pas la composition de la solution employée par lui.

qu'on peut donner à ces cellules le nom d'amibocytes car, ainsi que l'a observé M. ROULE, elles n'ont pas de mouvement propre et leurs fins prolongements protoplasmiques, visibles seulement à des grossissements assez forts, paraissent jouer le rôle d'organes agglutinants.

3° **Appareil digestif.** — Je rappelle que la cavité buccale de l'Enchytréoïde renferme, comme celle des Enchytréidés, deux lobes « gustatifs » exsertiles. Leur extrusion est facilement provoquée par l'action un peu brusque des anesthésiques.

4° **Appareil circulatoire.** — Il y a quelque discordance entre les descriptions de la région antérieure de l'appareil circulatoire données par SAINT-LOUP, ROULE et moi-même. Il suffit pour s'en rendre compte de comparer,

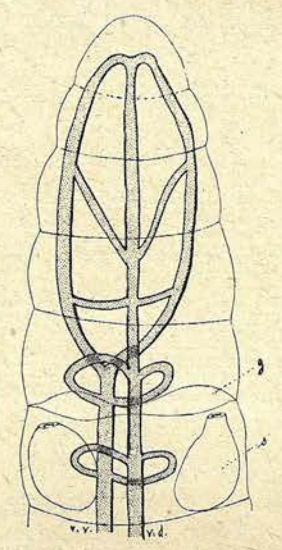


FIG. 23. — Schéma de l'appareil circulatoire dans la région antérieure. — *g*, premières glandes septales; *s*. spermathèques ; *v. d.*, vaisseau dor al ; *v. v.*, vaisseau ventral de l'*Enchytræoïdes*.

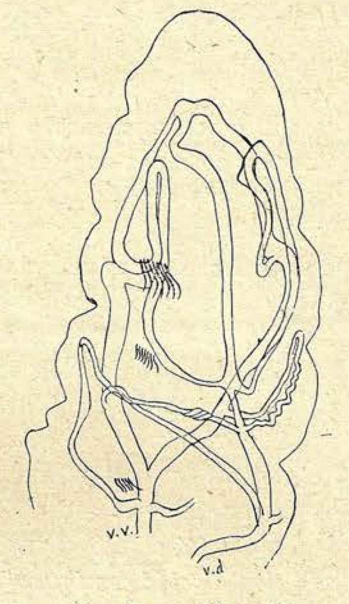


FIG. 24. — Disposition réelle de l'appareil circulatoire de l'*Enchytræoïdes*.

même rapidement, la description de SAINT-LOUP (1885, p. 482), celle de ROULE (1889, p. 301 et surtout pl. V, fig. 39), avec ce que j'ai pu observer (1920, p. 238, fig. 3 et 4) (fig. 23 et 24) (1).

Je ne crois pas qu'il y faille voir des différences spécifiques, mais peut-être tout au plus des variations individuelles. De nouvelles observations comparatives faites sur des Enchytréoïdes méditerranéens et d'autres provenant de la Manche permettront sans doute d'élucider cette question.

Mes descriptions concordent d'ailleurs avec celles de mes prédécesseurs sur plusieurs points. Si M. ROULE place (p. 301) l'origine du vaisseau ventral impair au niveau du septième segment environ, sa figure la plus claire sur ce sujet (fig. 39, pl. V) semble bien montrer cette même origine dans le 6e ou même à la fin du 5e segment. C'est dans ce dernier que l'indique M. SAINT-LOUP et je l'ai vue et figurée moi-même dans le 5e méride (ou 4e segment des auteurs). Si l'on fait attention que les vaisseaux sanguins se déplacent plus ou moins au cours des mouvements de l'animal, que toute la région considérée est rendue assez opaque par l'abondance d'organes qu'elle contient, on sera amené à penser que la discordance est peut-être plus apparente que réelle. D'autre part, j'ai vu comme M. ROULE, quatre paires d'anses latérales anastomotiques, alors que M. SAINT-LOUP n'en signalait que trois ; il faut se hâter d'ajouter que la quatrième est plus ténue que les autres et souvent fort difficile à voir ; il est bon pour cela de suivre le cours du sang dans le vaisseau dorsal et cela permet de suivre également le trajet des vaisseaux. Si les rapports de ces anses avec les troncs ventraux latéraux m'ont paru différents de ceux qu'a vus M. ROULE, leur situation par rapport aux glandes septales et aux spermathèques est exactement la même.

(1) Les fig. 23, 24, 26, 27 et 28 ont paru dans le *Bulletin de la Soc. Zool. de France*, t. XLV.

Comme l'ont constaté successivement SAINT-LOUP et ROULE, les deux vaisseaux longitudinaux sont également réunis dans la région périrectale. Cette réunion se fait, comme je l'ai déjà décrit sommairement (*loc. cit.*), par l'intermédiaire des « espaces sanguins latéraux » qui forment comme une sorte de manchon au tube digestif (voir ROULE, *op. cit.*, notamment pl. XV, fig. 140, *Vvd*) et qui reçoivent, dans les derniers mérides, de nombreuses petites branches émanées du vaisseau ventral (fig. 25). Il paraît bien en outre exister une anse anastomotique périrectale, mais celle-ci n'est pas toujours bien évidente.

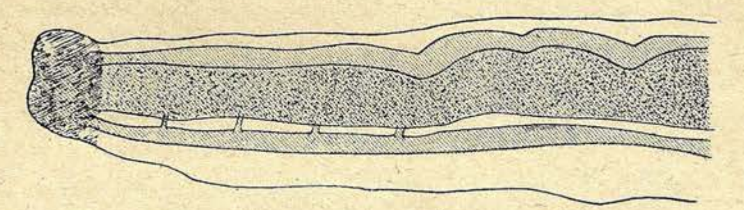


FIG. 25. — Extrémité postérieure de l'*Enchytræoïdes enchytræoïdes* (Saint-Loup).

5° **Système nerveux.** — Mes observations du système nerveux central concordent plutôt mieux avec celles de SAINT-LOUP qu'avec celles de ROULE. En effet, ce dernier dit que le « cordon nerveux ventral ne présente, sur son trajet, aucun épaississement ganglionnaire bien net ». J'ai toujours vu, au contraire, comme SAINT-LOUP, la chaîne ventrale « à ganglions bien formés dans les trois premiers segments et s'atténuant ensuite ». Le premier de ces ganglions est même assez volumineux puisque sa largeur est presque égale à la largeur antérieure du cerveau (fig. 26).

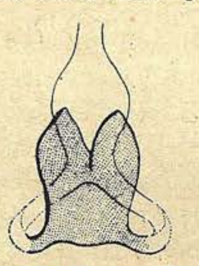


FIG. 26. — Cerveau et première dilatation de la chaîne ventrale de l'*Enchytræoïdes enchytræoïdes* (St-Loup).

Je n'ai jamais rien remarqué qui ressemblât au petit corps granuleux, supposé être un organe des sens atrophié, dont parle ROULE (p. 285). Le seul sens dont paraît jouir l'Enchytréoïde, très développé dans toute la longueur de son corps et particulièrement dans le protoméride, est le sens tactile.

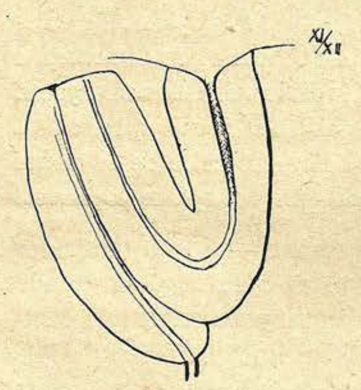


FIG. 27. — Entonnoir du spermiducte de l'*Enchytræoïdes*.

6° **Organes génitaux.**— Il suffit de comparer mes figures, dessinées à la chambre claire d'après le vivant, de l'entonnoir du spermiducte (fig. 27) et du pénis avec les figures correspondantes de ROULE (pl. V, fig. 39 et 45), pour constater leur ressemblance

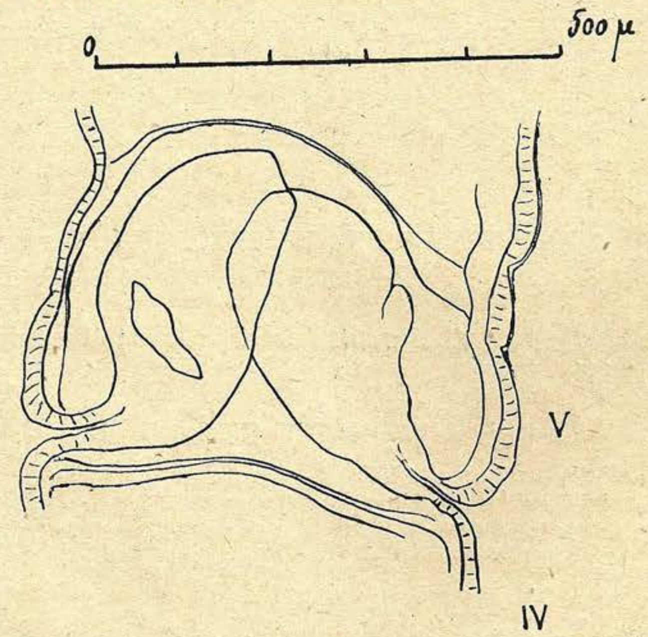


FIG. 28. — Les spermathèques de l'*Enchytræoïdes* ; la droite renferme un spermatophore

frappante. Il en serait de même pour les testicules et les ovaires.

7° **Spermathèques** (fig. 28). — Je rappellerai seulement leur grande variabilité de forme et de dimensions au cours du développement individuel. Elles atteignent naturellement leur maximum de développement à l'époque qui précède immédiatement celle de la ponte et c'est alors qu'on y peut observer des spermatophores.

8° **Reproduction, développement.** — Ces phénomènes ont été étudiés très en détail et avec la plus grande exactitude par M. ROULE. J'ai pu également suivre complètement le développement des Enchytréoïdes de l'île Tatihou et je dois confirmer purement et simplement sur tous les points, les observations de M. ROULE. Je crois avoir vu certains stades importants avec un peu plus de précision. Il en sera question dans la deuxième partie.

9° **Régénération.** — L'Enchytréoïde paraît doué d'une faculté de régénération assez grande, surtout au moment de la maturité sexuelle ; mais de nouvelles recherches sont nécessaires pour confirmer cela d'une manière formelle.

Sp. ? ENCHYTRÆOIDES UNISETOSUS G. Ferronn.

? *E. u.* G. FERRONNIÈRE, 1899, p. 280. Le Croisic, marin.

Le ? est de G. FERRONNIÈRE lui-même ; il est très justifié.

F. **ENCHYTRÆIDÆ** (Udek.) Vejd.

Enchytræus HENLE, 1837.

F. des Enchytrées, UDEKEM, 1855, p. 546.

F. *Enchytræidæ* VEJD., 1884; L. VAILL., 1889, p. 229; BEDD., 1895, p. 308; E. PERR., 1897, p. 1717; MCHLSN, 1900, p. 66.

J'ai déjà indiqué (1919, 1920) combien vicieuse est la

manière de répartir en genres les Enchytréidés généralement suivie depuis la publication de la Synopsis de MICHAELSEN (1889) et celle de ses *Oligochæta* du Tierreich de SCHULZÉ (1900).

Notamment : Le genre *Enchytræus* (Henle, 1837, Clap. rev. 1861) ne peut comprendre que des espèces présentant des pores dorsaux [1]. — Le genre nommé *Enchytræus* par MICHAELSEN (1889) doit prendre le nom de *Halodrilus* Verrill. — Il n'y a aucune bonne raison de remplacer le nom de *Pachydrilus* Clap. par *Lumbricillus* Œrst. (Cf. J. DELPHY, 1920). — Je vais indiquer plus loin de nouvelles raisons pour ne pas séparer du *Pachydrilus* un genre *Marionina*. — Les genres *Pachydrilus* et *Halodrilus* présentent un grand nombre de caractères communs et deviennent extrêmement difficiles à distinguer l'un de l'autre. Cela tient à ce que l'on s'est adressé dans ce but à des « caractères » ou trop variables ou de valeur insuffisante. On a par exemple donné à la forme et à la disposition des soies une importance primordiale que ces caractères sont loin d'avoir, le plus souvent, chez les Lombriciens en général, ainsi que nombre d'observations l'ont déjà montré.

Sans insister sur les détails, j'indique ci-après quels sont les genres d'Enchytréidés que l'on peut considérer, en attendant une Révision plus complète, comme bien

(1) En vertu de l'art. 28 des règles internationales de la nomenclature. Il est vrai que MICHAELSEN déclare très nettement (1900, b) qu'il n'accorde aucune valeur aux règles internationales et qu'il applique exclusivement celles de la Société Zoologie *allemande*. Le passage vaut la peine d'être cité : (*Op. cit.* p. 566.) « Ich habe für die Revision der Oligochaeten die « Regeln für die wissenschaftliche Benennung der Thiere, zusammengestellt von der Deutschen Zoologischen Gesellschaft » als massgebend erachtet und mich der Redaction des « Tierreich » gegenüber zu der Innehaltung dieser Regeln verpflichtet. Da zur Zeit ein anderes vollkommen ausgearbeitetes oder ein allgemein angenommenes Nomenclaturgesetz nicht existiert — die von Horst angefürhrten « Rathschläge der Internationalen-Nomenclatur-Commission » kann ich als solches nicht gelten lassen — so wird mein Standpunct kaum ersnstlich angefochten werden können. »

distincts. Je me garderai bien de subdiviser en sous-familles cette famille si homogène, comme l'ont essayé, sans succès, EISEN (1905) et CEJKA (1910 et 1913).

I. *a*. Soies complètement absentes ; pas de pores dorsaux ; origine du vaisseau dorsal antéclitellienne ; .... *Anachæta* (Vejd.).
Esp. typ. : *A. Eiseni* Vejd.
b. Des soies présentes........................ II

II. *a*. Des soies fourchues :...... *Propappus* Michlsn.
Esp. typ. : *P. glandulosus* Michlsn.
N'ayant pu consulter le mémoire de MICHAELSEN (1905), je ne connais ce genre que par les indications que donne à son sujet WELCH (1914 et 1920). Le fait pour un Enchytréidé de présenter des soies fourchues est déjà très original et les autres caractères semblent bien donner à ce genre une place à part.
b. Pas de soies fourchues III

III. *a*. Des pores dorsaux IV
b. Pas de pores dorsaux V

IV. *a*. Origine du vaisseau dorsal antéclitellienne :
.... *Edmondiella* J. D.
Esp. typ. : *E.* (*Enchytræus* Vejd) *Perrieri.*
Je dois indiquer que FRIEND (1912) dit avoir trouvé l'*E.* (*Fridericia*) *Perrieri* (Vejd) en Angleterre et que chez tous les exemplaires qu'il a examinés le vaisseau dorsal naît en arrière du clitellum. Malheureusement il n'en donne aucune description et ne fournit même aucune indication précise.
b. Origine du vaisseau dorsal postclitellienne :...
.... *Enchytræus* (Henle) Clap.
Esp. typ. : *E. vermicularis* (Müll.) (Clap. ?) (Ratzel, part.) L. Vaill.
Incl. *Distichopus* Leidy (distingué par l'absence de soies dorsales).

V. *a*. Origine du vaisseau dorsal antéclitellienne : VI
b. Origine du vaisseau dorsal intraclitellienne : IX
c. Origine du vaisseau dorsal postclitellienne : X

VI. *a*. Le vaisseau dorsal naît, en avant du clitellum, du sommet d'un diverticule médian dorsal de l'œsophage :............ *Buchholzia* Michlsn.

Esp. typ. : *B.* (*Enchytræus* Buchh.) *appendiculata.*

b. Le vaisseau dorsal naît directement du plexus vasculaire de l'intestin moyen........ VII

VII. *a*. Des glandes œsophagiennes présentes VIII

La présence de glandes œsophagiennes a paru suffisamment importante à CEJKA (1910) pour en faire le caractère fondamental de la s.-f. des *Henleinæ*, comprenant les genres *Henlea, Buchholzia, Hepatogaster* et *Bryodrilus.* Il propose en même temps la création des s.-f. des *Fridericiinæ* et *Mesenchytræinæ*, sans en donner aucune définition.

b. Pas de glandes œsophagiennes :............... .... *Henleanella* (Friend).

Esp. typ. : *H.* (*Archienchytræus* Eisen) *Dicksoni.*

Le genre *Henleanella* Friend (1913) tel qu'il a été établi par cet auteur constitue certainement un assemblage assez hétéroclite qui ne pourra subsister avec sa signification primitive.

VIII. *a*. Des glandes salivaires présentes :............. .... *Hepatogaster* (Cejka).

Esp. typ. : *H. Birulæ* Cejka.

[En généralisant quelque peu la diagnose originale, très restrictive.]

b. Pas de glandes salivaires :........... VIII'

VIII'. *a*. Pas de « corps cardiaque » : *Henlea* (Michlsn)

Esp. typ. : *H.* (*Enchytræus* Udek.) *ventriculosa.*

b. Un « corps cardiaque » :.................... .... *Stercutus* Michlsn (1)

Esp. typ. : *Si niveus* Mchsn.

IX. *a*. Vaisseau ventral indivis à partir du deutoméride ; glandes œsophagiennes absentes :............. .... *Parenchytræus* (Hesse).

(1) Ce genre, très imparfaitement connu, ne peut être admis sans réserves.

Esp. typ. : *P. litteratus* Hesse.

b. Vaisseau ventral pair au delà du deutoméride, des glandes œsophagiennes : .... *Bryodrilus* (Ude).

Esp. typ. : *B. Ehlersi* Ude.

X. *a*. Des peptonéphridies (glandes salivaires) présentes: .... *Halodrilus* (Verrill).

Esp. typ. : *H. littoralis* Verrill.

Incl. *Hydrenchytræus* Bretscher (1901), distingué par ses soies sigmoïdes (1); — *Grania* R. Southern (partim : *G. maricola* R. S.), distingué par la disposition de ses soies : 0/0-0/n-n'/n"); — *Litorea* Cejka (1913) que cet auteur, sans en donner de diagnose, réunit à l'*Enchytræus* auct. (Mchsn, etc.) en une sous-famille des *Enchytræinæ*, qu'il ne définit pas.

b. Pas de peptonéphridies : XI

XI. *a*. Un « corps cardiaque »; néphridies formées d'un néphridioducte étroitement enroulé dans une « masse intermédiaire » rare; le bulbe pénien est une formation musculaire simple, contenant des muscles circulaires et des bandes musculaires en éventail réunissant la paroi du corps à la périphérie du bulbe : .... *Mesenchytræus* (Eisen) Mchlsn.

Michaelsen avait primitivement réuni ce genre au *Pachydrilus*, puis en 1889 il l'en a séparé, et Beddard l'a suivi en 1895, en se fondant surtout sur la présence d'un « corps cardiaque »; en 1900, trouvant ce caractère insuffisant, Michaelsen donne comme caractère différentiel la structure des néphridies (2).

(1) Bretscher (1913, in Piguet et Br.) suggère que ce pourrait être un s.-g. de *Pachydrilus*. Cela est manifestement impossible, si l'on accepte les distinctions établies ici.

(2) Fage (1906) a parfaitement montré, en ce qui concerne les Polychètes, « combien l'organe segmentaire, si variable, est d'un faible secours pour l'établissement d'une classification rationnelle.» Sa conclusion pourrait certainement être étendue aux Lombriciens : « Cependant, dit-il, les classifications devant, autant que possible, être basées sur l'ensemble des caractères, on aurait tort de ne tenir aucun compte de l'appareil excréteur, mais je ne crois pas qu'il faille lui attribuer une trop grande importance. »

Incl. *Melanenchytræus* Emery (incl. in *Mesenchytræus* Mchlsn. [Mchlsn., 1900, P. S. WELCH, 1919.]

b. Pas de « corps cardiaque »; néphridies formées d'un conduit lâchement enroulé dans une « masse intermédiaire » abondante ; le bulbe pénien est simple et couvert d'une forte couche musculaire, mais qui ne pénètre pas entre les cellules du bulbe :.. *Pachydrilus* (Clap.).

Esp. typ. : *P. semifuscus* Clap.

Incl. *Michaelsena* Ude (1896), d'abord distingué (UDE 1896, MCHLSN 1900) par l'absence presque complète de soies, réduites à des soies « copulatrices » isolées présentes seulement dans le voisinage des spermathèques, puis (EISEN 1905, WELCH 1914) par la présence de soies isolées, ordinairement absentes de nombreux segments. — *Euenchytræus* Bretscher (1906), distingué par l'absence de pore céphalique et mieux (1913) par la présence de néphridies dans ses 6 premiers segments. — *Grania* R. Southern (1913) (partim : *G.* [*Enchytræus* Mchlsn. ? *Michælsena* Ude, sens. Welch] *monochæta*). — ? *Chamædrilus* Friend (1913) (*Ch. chlorophilus* Friend = ? *Pachydrilus sphagnetorum* Vejd.).

N.-B. — La comparaison s'impose entre les conclusions ci-dessus et celles de P. S. WELCH (1920). J'aurai prochainement, j'espère, l'occasion de revenir sur ce sujet. Mais je suis heureux de remarquer que je suis parvenu, de la manière la plus indépendante possible, à des résultats forts semblables à ceux du savant Professeur américain (1).

G. **Pachydrilus** Clap.

P. CLAP., 1861.

Incl. :

Neoenchytræus EISEN, 1878 (part.).

Analycus LEVINSEN, 1883.

Epitelphusa DRAGO, 1887.

(1) Note ajoutée pendant l'impression, le mémoire de M. P. S. WELCH ne m'étant parvenu qu'après la rédaction définitive du présent travail.

Marionia MCHSN, 1889; BEDD., 1895 (non VAYSSIÈRE, 1877 !) — *Marionina* MCHSN 1890, 1900, etc.
Enchytræus MCHSN, 1886, et sequ. auct. (part.).
Lumbricillus Œrst., MCHSN, 1900, etc. (non ŒRST., 1844 !)
?? *Naïs* sp. MULL., *Archienchytræus* sp. Eisen, *Clitellio* sp. auct., *Enchytræus* sp. auctorum.

Sp. PACHYDRILUS VERRUCOSUS Claparède

Pachydrilus verrucosus CLAP., 1861, p. 82. Ile de Sky, marin. TAUBER, 1879, Copenhague; G. FERRONN., 1899. Le Croisic, marin.

Pachydrilus ebudensis CLAP, 1861, p. 85. Ile de Sky, marin. = *Marionia eb.* MCHSN., 1889, p. 29; BEDD., 1895, p. 331. — BEDDARD indique très justement qu'il n'y a aucune raison pour placer ce ver dans le genre *Marionia* Mchsn., 1889; — G. FERRONNIÈRE, 1889, pp. 266 et 267, rapproche très justement le *P. eb.* Clap. du *P. subt.* Vejd. (V. infra).

P. rivalis LEVINSEN, 1883; — A. DITLEVSEN, 1904. Danemark, marin.
= *P. lineatus* MCHSN., 1889 (Mchsn., 1889, p. 23; Bedd., 1895, p. 328). (V. infra.)

P. germanicus MCHSN., 1886. Allemagne, marin.
= *P. lin.* MCHSN., 1889 (Mchsn., 1889, p. 23). (V. infra.)

P. subterraneus VJD., 1888; Lille, Prague; eaux douces. — G. FERRONN., 1899, p. 265, « dans l'eau douce des sources qui filtrent à travers les falaises de la Grande-Côte du Croisic; ils s'aventurent même dans l'eau saumâtre en suivant le lit des filets d'eau douce, mais jamais dans l'eau de mer pure. »
= *P. lin.* MCHSN., 1889 (Mchsn. 1901, p. 207; Welch, 1917, p. 123). (V. infra.)
= *P. ebud.* CLAP. (V. supra.)

P. lineatus (Müll.) MCHSN., 1889, p. 13; BEDD., 1895, p. 328. Non *Lumbricus l.* O. F. M. 1774 (Faden-Wurm. O. F. M., 1771, p. 111, tab. III *a*).
?? *Naïs littoralis* var. *mutica* O. F. M., 1788.
Nec *Sœnuris lineata* HOFFM., 1843, p. 195.
= *P. verruc.* CLAP. (Friend, 1916, pp. 23-24; Welch, 1917, pp. 123-124).

P. litoreus HESSE, 1893. Naples, marin.
= *P. lineatus* MCHSN. (Southern, 1909, p. 50; Welch, 1917, p. 123).

Lumbricillus lineatus MCHSN., 1900, etc., P. S. WELCH, 1917. Woods Hole, Mass. (Amérique du Nord). [non *Lumbricillus lin.* ŒRSTED, 1844, nec *L. verruc.* ŒRSTED, 1844.]

Lumbricillus verrucosus (Clap.) MCHSN., 1900. BENHAM, 1905. Iles Antipodes.

Pachydrilus profugus G. FERRONN., 1901 (part.).

Lumbricillus agilis J. P. MOORE, 1905, pp. 395-397. (Welch, 1917, pp. 123-124). Casco Bay, Vineyard Sound, Mass (Etats-Unis), marin.

Lumbricillus Evansi R. SOUTHERN, 1909. Irlande, marin. « Most nearly allied to *L. subterraneus* » (R. South). Ce ver présente des « glandes copulatrices » comme les *P. lineatus* et *P. litoreus*, que R. SOUTHERN réunit. Les figures de l'auteur laissent peu de doute sur la légitimité de son inscription parmi les synonymes du *P. verrucosus* Clap.

? *Sænuris lineata* JOHNSTON, 1865. Angleterre, marin. Synonymie très probable.
= ? *P. lin.* MCHSN. (Mchsn., 1889, p. 23).
= ? *P. verr.* CLAP. (*Id.*, p. 25).
Non *Sænuris lin.* HOFFM., 1843.

? *Archienchytræus albimaris* OBNORSKI, 1896. — Mer Blanche marin.

? *P. maculatus* BRETSCHER, 1896 (Sp. dub., Mchsn, 1900), près de Zürich, terre humide.

? *Marionina fontinalis* BRETSCHER, 1901 (Sp. enigm.). Gœscheneralp.

Se trouve sur la côte de La Hougue.

Ce ver est extrêmement variable, comme la liste synonymique ci-dessus en donne une idée. C'est un animal très ubiquiste, cosmopolite et vivant dans les milieux les plus divers.

C'est à propos de lui que WELCH a pu dire très justement (1917[b] p. 125) : « There is a growing evidence that an overindulgence in « species making » has occured in the genus *Lumbricillus*.... (cette observation pourrait s'appliquer à bien d'autres genres !). The genus needs extensive revision and, when worked over in connection with complete and dependable morphological data, it is very probable that the number of species which the

genus is now supposed to contain will be materially reduced ».

Ce ver a donné lieu à de nombreux travaux sous les différents noms de la liste qui précède et, récemment, il a fait l'objet d'études approfondies de la part de MM. J. P. MOORE (1905) et Paul S. WELCH (1917).

Comme je l'ai déjà indiqué rapidement (1920, p. 243), mes observations, poursuivies pendant plusieurs années sur les côtes de la Manche, concordent parfaitement avec celles que M. WELCH avait faites sur les côtes américaines et que je n'ai connues que récemment. Il est par conséquent superflu de répéter ici les observations très exactes, très détaillées, du savant Professeur d'Ann Arbor.

Si grande que soit la variabilité du Pachydrile verruqueux, il paraît impossible d'admettre, comme FERRONNIÈRE (1901, p. 50) le fait, son identité avec le *P. profugus* Eisen (celui-ci n'est d'ailleurs certainement qu'une forme du *P. Pagenstecheri* Ratzel). FERRONNIÈRE dit : « Il est bon de remarquer à propos du *Pachydrilus profugus* ou *verrucosus*, que la forme observée.... est de détermination très délicate, par la très grande ressemblance qu'elle présente avec l'une et l'autre espèces ; tout me porte à croire que ces deux espèces ne sont que deux formes locales, passant facilement de l'une à l'autre. Nous reviendrons d'ailleurs sur ce sujet ». Ou il y a là un lapsus, ou il est infiniment regrettable que l'auteur ait omis d'ajouter les considérations et les comparaisons intéressantes qu'il faisait espérer. En effet, le *Pachydrilus verrucosus*, sous ses diverses formes, présente *toujours* des spermathèques sessiles, tandis que le *P. profugus* (ou *Pagenstecheri*) appartient au groupe caractérisé par la présence de spermathèques plus ou moins longuement pédonculées. Or il n'a jamais été observé, que je sache, qu'il y ait des transitions entre ces deux dispositions et par conséquent elles suffisent parfaitement à séparer deux groupes bien distincts.

Sp. PACHYDRILUS CRASSUS Clap.

P. c. CLAP., 1861, p. 79, pl. II, fig. 6-9. Ile de Sky, marin.
Marionia c. MCHSN., 1889; BEDD., 1895; G. FERRONN., 1899, p. 258. Le Croisic, marin, 1 exemplaire.
Marionina c. MCHSN., 1900.

M. FERRONNIÈRE est, à ma connaissance, le seul auteur qui ait cru retrouver le *Pachydrilus crassus* Clap. Il base son identification sur « la présence de deux sortes de corpuscules cavitaires ». Il se hâte d'ajouter, très justement, qu' « il est bon de ne pas s'exagérer la portée de ce fait ». Les descriptions de CLAPARÈDE et de FERRONNIÈRE et les figures du premier montrent en effet suffisamment que ces deux sortes de corpuscules sont les lymphocytes et des cellules péritonéales.

BEDDARD remarque que les indications données par CLAPARÈDE sur les « testicules » font penser plutôt à un sac spermatique impair qu'à des testicules. La question reste à étudier, si l'on retrouve des vers que l'on puisse avec suffisamment de certitude assimiler au *Pachydrilus crassus*.

MICHAELSEN (1900, p. 73) distingue cette espèce par « deux sortes de lymphocytes » et la place dans un groupe où le canal efférent des spermathèques n'est pourvu de glandes qu'à la base ou en est dépourvu. Cependant, d'après CLAPARÈDE, les spermathèques (réceptacles de la semence) sont conformées comme celles du *P. semifuscus*, qu'il figure (pl. II, fig. 4). Cette figure montre avec évidence que l'enveloppe épaisse du canal efférent des spermathèques, dont parle CLAPARÈDE, est composée de la paroi de ce canal, enveloppée d'une gaîne glandulaire.

Sp. PACHYDRILUS SEMIFUSCUS Clap.

P. s. CLAP., 1861, p. 76; pl. II, fig. 1-5. Ile de Sky, marin.
Marionia s. MCHSN., 1889; BEDD., 1895; G. FERRONN., 1899, p. 261. Le Croisic, marin et eau saumâtre.
Marionina s. MCHSN., 1900; MCHSN., 1911, p. 110, Kola-

Fjord, sur la côte Murmane; J. STEPHENSON, 1912, p. 35, fig. 2; p. 36, fig. 3; p. 37, pl. II, fig. 2. Clyde, marin.

Ce ver (sous réserve de la difficulté provisoire de son identification spécifique parfaite) se trouve sur la côte de La Hougue.

Ce ver se caractérise surtout par son bulbe pénien très développé et très particulier. CLAPARÈDE (1861, pl. II, fig. 3) en a donné une excellente figure dans la belle étude qu'il a faite de l'organisation de cette espèce, que l'on doit considérer comme le type du genre. G. FERRONNIÈRE (1899 et 1901) et J. STEPHENSON (1912) ont ajouté des précisions sur de nombreux et importants détails anatomiques.

Quoique CLADARÈDE ait indiqué très nettement que le *Pachydrilus semifuscus* a un testicule « unique » (ce qui ne veut pas nécessairement dire impair, ainsi que le remarque très justement BEDDARD), parce qu'il a observé des vers au moment du développement maximum de cet organe, celui-ci peut, en d'autres états de développement, être plus ou moins festonné ou nettement lobé.

Sp. PACHYDRILUS PAGENSTECHERI (Ratzel)

Enchytræus Pagenstecheri RATZEL, 1869, p. 587, pl. XLII, fig.. 2, 13, 20 *b*, 21. EISEN, 1872.
Pachydrilus P. VEJD., 1879, 1884; L. VAILLANT, 1890, p. 238.
Incl. *Archienchytræus profugus* EISEN, 1878.
Pachydrilus pr. MCHSN., 1889; BEDD., 1895; G. FERRONN., 1899 (? 1901).

Ce ver (sous réserve de quelques légères difficultés qui peuvent provisoirement subsister sur son identification spécifique parfaite) se trouve sur la côte de La Hougue.

Pour des indications synonymiques, bibliographiques plus complètes, se reporter au passage cité de VAILLANT.

Le *P. profugus* (Eisen) n'est guère qu'une variété du *P. Pagenstecheri* (Ratzel), ainsi que l'a bien montré

VAILLANT (*loc. cit.*, p. 239). BEDDARD (1895) les distingue par la présence (*Pachydrilus Pagenstecheri*) ou l'absence (*P. profugus*) de « glandes copulatrices »; mais on connaît bien, maintenant, l'extrême variabilité de ces formations. MICHAELSEN (1900) ne les distingue plus que par le nombre des soies, qui serait de 4-6 dans les faisceaux ventraux et 2-3 dans les dorsaux du *P.* (*Lumbricillus* Mchsn.) *Pagenstecheri* et de 5-9 dans les faisceaux ventraux et 3-8 dans les dorsaux du *P. profugus*. Si l'on admettait, ce que manifestement on ne peut faire, que le nombre des soies soit un caractère spécifique suffisant, les indications de MICHAELSEN seraient encore en contradiction formelle avec le texte de RATZEL, qui dit (1868, p. 587) : « Die Zahl der Stacheln schwankt von 6-10, die hænfigsten Zahlen sind 7 und 8, alle sind gleich lang », et avec celui d'EISEN (1878, p. 73) : « Borsten hafva alla samma længd i hwarje knippa, 8, 9, 9, 8. »

M. FERRONNIÈRE a fait une étude attentive de ces vers et est arrivé (1899, p. 274) à la conclusion suivante, importante à retenir : « J'ai voulu montrer combien dans le groupe des *Pachydrilus* et *Marionia*, les espèces sont variables tout en restant excessivement voisines les unes des autres; c'est ainsi que ce qui précède montre combien sont rapprochés les *P. profugus* et *Pagenstecheri*, au point de se confondre presque, si l'on prend certains types, tandis qu'ils restent très distincts si l'on ne considère que les formes extrêmes; la description des variations dans l'intérieur d'une même espèce pourrait être étendue indéfiniment et pour toutes les espèces du groupe : j'ai pu constater ce fait bien souvent; qu'il me suffise de l'indiquer ici ; cela est si fort qu'il est presque impossible de trouver des individus absolument semblables, à moins qu'on ne les prenne exactement au même endroit et à la même date. »

Il est impossible de comprendre pourquoi le même

auteur (1901) réunit cette espèce au *Pachydrilus verrucosus* Clap. (1).

PACHYDRILUS ADRIATICUS (Vejd.)

Enchytræus (*Neoenchytræus*) *adriaticus* Vejd., 1877.
Enchytræus adriaticus G. Ferronn., 1899, p. 282. Le Croisic, marin.

Il est très regrettable que G. Ferronnière, le seul auteur qui ait retrouvé cette espèce depuis les études de Vejdovsky (1879) et de Czerniavsky (1880), n'ait pas ajouté de nouveaux détails anatomiques.

Sp. nov. PACHYDRILUS ORTHOCHÆTUS

I. — Remarques préliminaires.

Peut-être devrais-je, simplement par acquit de conscience et pour être scrupuleux à l'extrême limite, faire suivre d'un ? l'indication *nov. sp.*, quoiqu'il me semble bien invraisemblable que ce doute soit justifié (2). Mais le nombre des espèces, jusqu'ici dénommées, de Pachydriles (en donnant bien entendu à ce terme la signification indiquée plus haut, page 57), est très considérable, leurs descriptions sont éparses dans de nombreuses publications scientifiques assez souvent difficilement accessibles, et nombre de ces descriptions sont fort sommaires et incomplètes, ce dont on ne peut être surpris quand on connait les très réelles difficultés que l'on rencontre dans l'étude de ces vers. Aussi décrirai-je aussi exactement et aussi complètement que je le pourrai, quoique succinctement, les principaux organes du *Pachydrilus ortochætus* et indiquerai-je, autant que possible, en quoi il ressemble aux Pachydriles précédemment décrits et en quoi il en diffère.

(1) C'est peut-être un lapsus pour *semifusens ?*
(2) Depuis la rédaction de ce passage, j'ai pu m'assurer, par une comparaison plus complète, qu'il s'agit bien réellement d'une espèce nouvelle (Note ajoutée à l'impression).

Toutes les particularités anatomiques dont je parlerai peuvent se voir sur le vivant, certaines, il faut l'avouer, assez difficilement (le système nerveux viscéral par exemple). Comme pour toutes les autres espèces que j'ai examinées, le seul moyen de se rendre un compte exact des rapports *réels* des divers organes, de leur disposition et de leur fonctionnement, est l'observation attentive et prolongée de l'animal vivant.

Quelques procédés spéciaux permettent de voir avec plus de netteté certains détails importants. Je vais signaler les principaux parmi ceux qui ne sont pas d'un usage courant ou qui m'ont fourni les résultats les plus intéressants.

J'ai déjà parlé de l'acide oxalique employé comme fixateur. Je l'ai également employé comme macérateur pour arriver à obtenir des dissociations très instructives pour l'étude de la cuticule, des épithéliums, des fibres musculaires, par la technique suivante : 1° macération pendant quelques jours (3 à 8) dans une solution aqueuse saturée d'acide oxalique pur; 2° lavage rapide à l'eau distillée; 3° passage dans un liquide composé de parties égales d'eau, alcool et glycérine; 4° remplacement graduel (au mieux entre lame et lamelle) de ce liquide par le picro-carmin glycériné employé par CERTES pour l'étude des Infusoires (*C. R. Ac. Sci. Paris*, 1879, I, p. 433).

On emploie couramment pour mettre les soies en évidence, une solution plus ou moins étendue de potasse. STEPHENSON (1912) a signalé les avantages et les inconvénients de ce procédé. J'ai trouvé très préférable d'employer, au lieu de potasse, une solution de soude, d'action beaucoup plus douce; une solution décinormale est celle qui convient généralement le mieux; on peut d'ailleurs en varier la concentration au cours de l'observation. Par une action très progressive, on détruit successivement les téguments, le tube digestif, les vaisseaux sanguins, etc., et l'on ménage et peut arriver à voir

avec netteté non seulement les soies, qui gardent leur forme normale, mais encore la poche et le canal des spermathèques et le système nerveux central et viscéral. Il va sans dire que l'on ne peut obtenir ainsi que des préparations extemporanées et très fugitives ; tout au moins les nombreux essais que j'ai faits pour les conserver ne m'ont pas donné de résultats.

Plusieurs colorants employés en coloration vitale (1) m'ont fourni des données intéressantes, notamment la safranine, l'éosine et le vert de méthyle, pour l'étude des spermathèques. Le bleu de méthylène m'a permis de voir les riches arborescences des terminaisons nerveuses intraépidermiques. J'ai essayé sans succès de colorer les néphridies par le rouge neutre, qui a paru si avantageux à M. FAGE pour l'étude de celles des Polychètes.

II. — Œcologie, Ethologie.

Le *Pachydrilus orthochætus* est un ver essentiellement marin. Il se trouve en abondance dans les Algues rejetées à la côte et relativement fraîches, surtout sur les Laminaires, le *Fucus serratus*, les Rhodymenia, Laurencia.

C'est un ver très actif, qui rampe sans cesse avec vivacité sur les Algues parmi lesquelles il se trouve et dont il se nourrit. Il vit très bien dans l'eau de mer et hors de l'eau à condition qu'il trouve une certaine humidité. Il s'élève parfaitement bien en cristallisoirs. Il ne se trouve pas dans les débris végétaux en voie de décomposition. Comme tous les Lombriciens connus il est très lucifuge. Il vit en groupes nombreux dans le même paquet d'algues, mais est loin de présenter ces véritables amas que forment par exemple le Clitellio et l'Enchytréoïde.

(1) Pour ces colorations vitales j'ai très généralement simplement ajouté une goutte de solution aqueuse à 1 % du colorant envisagé par cm3 d'eau de mer, environ.

III. — Morphologie, Caractères externes.

L'aspect extérieur du *Pachydrilus orthochætus* rappelle beaucoup celui de quelques autres Enchytréidés, tels que l'*Halodrilus littoralis*, l'*Enchytræus vermicularis*, les *Pachydrilus crassus* et *viridis*. C'est un ver relativement court et épais; sa longueur est de 15 à 20 mm., en extension (en contraction, la longueur diminue d'environ un tiers); son diamètre est d'environ 1 mm. à 1 mm. 5. (Ces indications se rapportent à des animaux adultes examinés pendant une période de ponte.) Le nombre des mérides est d'environ 45 à 50.

Sa teinte générale est blanchâtre; mais les deux tiers postérieurs sont colorés en bruns très variés à cause de la prédominance qu'y prend le tube digestif, engaîné du sinus sanguin et d'abondantes cellules chloragogéniques. Il arrive souvent que les segments compris entre les spermathèques et le clitellum présentent une teinte verte plus ou moins franche. Au delà du clitellum, qui se détache en blanc de lait, la teinte la plus commune ne peut être mieux indiquée, me semble-t-il, qu'en la comparant à celle des extrémités distales de *Laminaria flexicaulis* fraîche. On distingue très nettement à l'œil nu le clitellum, qui s'étend du 11e au 14eméride et souvent un peu au delà, et (moins nettement peut-être à l'œil nu, mais très bien à la loupe) l'emplacement des spermathèques, qui occupent la position normale, dans le 6e méride. Quand les bulbes péniens sont exserts (fig. 29), ils dépassent d'environ 0 mm. 4 (soit à peu près du quart au tiers du diamètre du corps à leur niveau) et sont facilement visibles à l'œil nu. La bouche (fig. 30), entre le proto et le deuto-

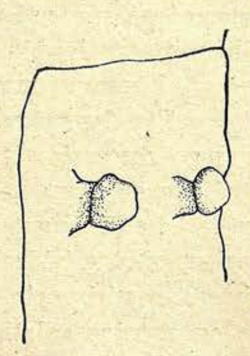


Fig. 29. — Les deux pénis d'un Pachydrile à soies droites, vu presque de profil. Croquis d'après le vivant.

méride, est large, située à la face ventrale, présente une lèvre antérieure en forme de V dont la pointe est dirigée vers l'extrémité antérieure de l'animal et une lèvre postérieure formée par le bord antérieur ventral du deutoméride, festonnée et assez profondément échancrée en son milieu.

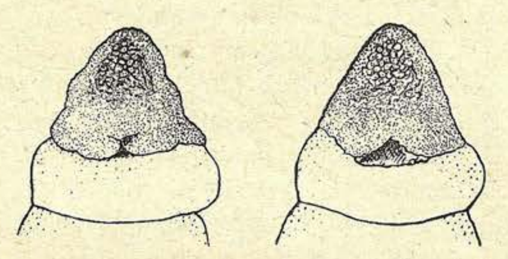
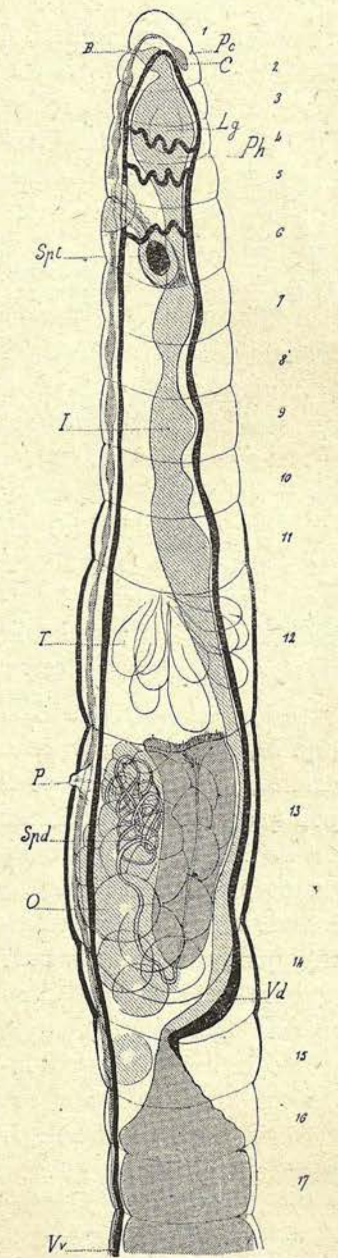


FIG. 30. — Deux aspects de la face ventrale de la tête du *Pachydrilus orthochætus*.

Il existe un pore céphalique, petit, visible seulement au microscope et pas toujours facilement, entre le proto et le deutoméride; on peut le mettre en évidence par l'action modérée de certains anesthésiques ou fixateurs sur l'animal (par exemple chloroforme, acide osmique). Il n'y a pas de pores dorsaux. Le protoméride est large à la base, trapu, conique, mais quelque peu aplati à sa face ventrale. Il a, surtout sur cette dernière face, un aspect très granuleux, presque papilleux. A partir du deutoméride, qui est à peine plus large que la base du protoméride et court (sa longueur fait environ les deux tiers de la longueur du protoméride), le diamètre des mérides successifs va en augmentant graduellement, de même que leur longueur jusqu'au clitellum, puis les dimensions des mérides vont en diminuant graduellement jusqu'au périprocte. Le corps est à peu près cylindrique ou à peine aplati dorso-ventralement; ses extrémités sont atténuées, mais non effilées. Les soies sont présentes à partir du tritoméride sur tous les segments, y compris les segments génitaux.

IV. — Organisation.



1° *Epiderme*. — L'épiderme, épais, formé de cellules à peu près cubiques ou un peu plus hautes que larges, est riche en cellules glandulaires mucipares qui donnent à la peau du *Pachydrilus orthochætus* un aspect verruqueux fort semblable à ce que l'on connaît chez le *P. verrucosus*, par exemple. Il reçoit d'innombrables filets nerveux dont on peut bien mettre en évidence les terminaisons en faisant vivre les vers pendant quelques jours (ils y vivent fort bien) dans de l'eau de mer additionnée de bleu de méthylène (1). Le prostomium, où l'épiderme est formé de cellules très allongées normalement à la surface externe, est une région essentiellement sensitive et qui est pourvue d'un véri-

FIG. 31. — Schéma de l'organisation du *Pachydrilus orthochætus* n. sp.
1, *2*, *3*, etc., mérides successifs ; — *B*, bouche ; — *C*, cerveau ; — *Lg*, lobes gustatifs ; — *Ph*, pharynx; — *Spt*, spermathèque ; — *I*, instestin ; — *T*, testicule; — *P*, pénis ; — *Spd*, sperminducte ; — *O*, ovaire ; — *Vd*, vaisseau dorsal ; — *Vv*, vaisseau ventral.

(1) Pour les coupes, il est préférable d'employer l'imprégnation à l'argent en employant le procédé de HARMER (V. LEE et HENNEGUY, Traité 3e édition, p. 254.) Les *Pachydrilus orthochætus* vivent au moins plus d'une heure dans la solution aqueuse à 5 % de nitrate de potasse.

table feutrage de fibrilles nerveuses. Au contraire, dans toute la région du clitellum les cellules glandulaires prédominent; l'épiderme y est notablement plus épais. Dans la région périrectale, où les cellules glandulaires disparaissent peu à peu, les terminaisons nerveuses paraissent être quelque peu plus abondantes que sur le reste du corps.

Sur toute sa surface externe, l'épiderme est couvert d'une cuticule, épaisse sur la plus grande partie du corps, un peu amincie dans la région clitellienne et à l'extrémité postérieure et extrêmement ténue autour du protoméride. Cette cuticule est couverte d'un réseau de stries irrégulièrement transversales et longitudinales, très fines et très serrées, mais très nettes.

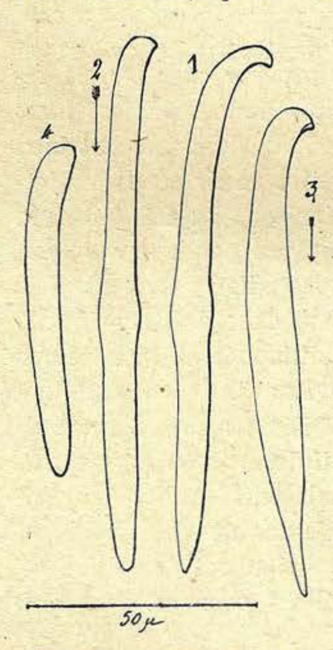


Fig. 32. — Soies d'un faisceau dorsal du *Pachydrilus orthochætus* n. sp. — Après traitement par la soude (voir le texte) — *4*, la plus proche, et *1*, la plus éloignée de la ligne médiane dorsale ; — *1* et *4* avaient leurs deux extrémités dans un même plan ; *2* et *3* avaient, comme l'indiquent les flèches, leurs extrémités proximales un peu plus haut que leurs extrémités distales.

2° **Les soies.** — Les soies (fig. 32) sont très nettement droites, jamais sigmoïdes si peu que ce soit. Leur forme est la même tout le long du corps et dans tous les individus (plusieurs centaines) que j'ai examinés. Leur nombre est variable d'un méride à l'autre pour le même individu et d'un individu à l'autre pour des mérides correspondants. Il y en a en moyenne 5 par faisceau, mais leur nombre varie de 4 à 6. Dans le même faisceau elles peuvent être de longueurs éga-

les ou bien les plus proches de la ligne médiane dorsale ou ventrale sont plus courtes. Je n'ai pu constater de différence constante soit dans leur nombre, soit dans leur longueur aux faisceaux dorsaux et ventraux.

Je ne m'attarderai pas à discuter la valeur systématique des « caractères » tirés des soies; J. STEPHENSON en a fait une étude approfondie à propos de son *Pachydrilus viridis* et de son *Enchytræus nodosus*. La conclusion d'un examen attentif de la question est que l'on ne saurait établir avec trop de circonspection des distinctions basées sur la forme, le nombre, la longueur relative, la disposition des soies, et qu'il est toujours nécessaire de les étayer par des considérations tirées de l'examen des autres organes.

3° **Couches musculaires pariétales.** — Comme chez tous les Limicoles, la couche de muscles circulaires est très mince, formée d'une seule assise de fibres, très longues, cylindriques, très nettement fibrillaires. La couche de muscles longitudinaux est épaisse et formée de fibres légèrement épaissies dans leur région médiane, mais pas assez effilées pour qu'on puisse les appeler fusiformes. Cette couche présente des épaississements et des amincissements irréguliers qui ne laissent pas distinguer de champs musculaires bien définis; les muscles y forment plutôt ce que UDE (1886) et M. DE BOCK (1901 *b*) ont appelé des « caissons ».

4° **Cœlome.** — La cavité générale est vaste, mais remplie d'organes et d'une lymphe épaisse qui donnent à l'animal son opacité et sa couleur blanchâtre. Les dissépiments, à l'exception peut-être des 4e, 5e, 6e, 11e et 12e, sont très incomplets et laissent les cœlomes des divers mérides communiquer largement entre eux. La lymphe tient en suspension un grand nombre de lymphocytes (fig. 33) qui paraissent fusiformes à un faible grossissement, mais qui sont en réalité, vus de champ, elliptiques avec des prolongements protoplas-

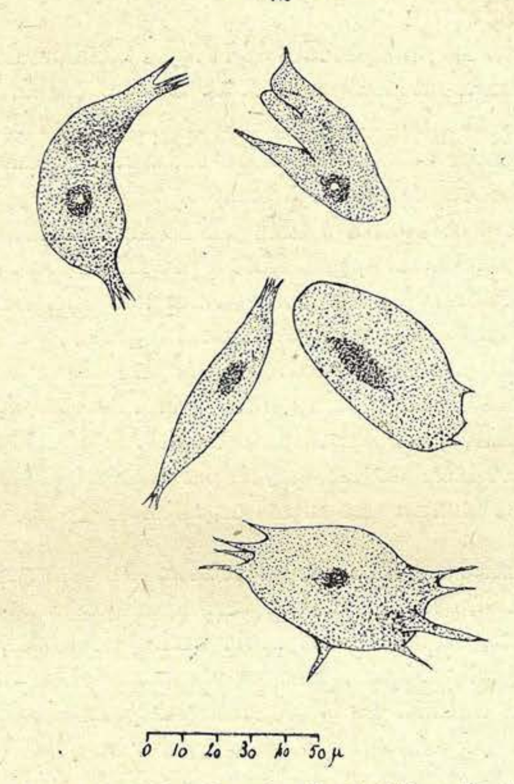


FIG. 33. — Lymphocytes du *Pachydrilusorthochætus.*

miques aux deux extrémités, un long et peu ramifié à l'un des pôles et plusieurs plus courts et ramifiés à l'autre. Il s'y mêle très souvent de nombreuses cellules chloragogènes, qui peuvent donner l'illusion que l'on est en présence de lymphocytes de deux sortes. Ces lymphocytes ne sont pas animés de mouvements propres, mais sont transportés avec la lymphe qui se déplace d'un mouvement d'ensemble soit en avant, soit en arrière, sous l'effet des contractions de l'animal.

5° **Appareil digestif.** — L'appareil digestif est très simple comme chez tous les vers de la même famille. A la bouche dont on a déjà vu la position et la forme, fait suite une cavité buccale peu grande, qui donne accès dès le milieu du deutoméride environ dans

un pharynx globuleux à parois épaisses qui s'étend jusque vers la fin du 5ᵉ méride. Ce pharynx contient une paire de lobes gustatifs très évidents, attachés à sa paroi antéro-dorsale, dirigés d'une façon normale ventralement et postérieurement et qui ne s'écartent guère de cette position normale, quoiqu'ils soient mobiles et puissent se déplacer un peu longitudinalement et latéralement. Ils sont exsertiles, mais leur exsertion ne semble se produire que sous des influences assez violentes. Le pharynx est suivi d'un intestin qui présente des renflements et des constrictions sans régularité, s'amincit beaucoup dans la traversée des segments génitaux, au delà desquels il s'élargit brusquement pour occuper la plus grande part de la cavité du corps et devient moniliforme, légèrement resserré au niveau de chaque dissépiment. Il se poursuit uniformément jusqu'à l'anus sans présenter de régions distinctes. Cet intestin est abondamment cilié sur toute sa longueur et particulièrement dans sa région terminale ; quand on traite des *Pachydrilus orthochætus* par le curare on met en évidence tout autour de l'anus des cils très abondants, très serrés et très longs, aussi longs que le méride pygidien. Le tube digestif est continuellement bourré de matériaux nutritifs que les *Pachydrilus orthochætus* empruntent aux algues sur lesquelles ils vivent ; ces animaux sont très voraces, surtout les jeunes, aussitôt éclos.

Il n'y a pas de glandes salivaires (peptonéphridies). Il existe trois paires de glandes septales, assez volumineuses et cependant peu visibles, immédiatement en avant des dissépiments 6/7, 7/8 et 8/9.

6° **Appareil circulatoire** (fig. 31). — L'appareil circulatoire se compose d'un vaisseau dorsal naissant du sinus périintestinal dans la partie antérieure du 15ᵉ méride, immédiatement en arrière du clitellum. Ce vaisseau dorsal est quelque peu dilaté dans le 14ᵉ méride et contractile sur toute son étendue. Il chemine tout

le long du tube digestif et presque accolé à celui-ci. Arrivé au niveau de la bouche, entre le proto et le deutoméride, il se divise en deux branches, les troncs latéraux-ventraux, qui vont se réunir en formant un angle très aigu dans le 7e méride. De là, le vaisseau ventral se continue jusque dans le périprocte avec un diamètre constant. Dans la région antérieure, le vaisseau dorsal envoie au ventral trois paires de vaisseaux sinueux situés dans les 4e, 5e et 6e mérides (fig. 34). Dans le quart postérieur de l'animal, le tube digestif est entouré d'une véritable gaîne sanguine, notablement plus épaisse dans la région antérieure de chaque méride ; c'est très vraisemblablement dans cette région que s'effectue la respiration, au moins pour la plus grande partie. Le sang est rouge, comme celui des Tubificidés, mais sur l'animal vivant et intact il paraît à peine rose blanchâtre, à cause de l'épaisseur de la lymphe et des téguments.

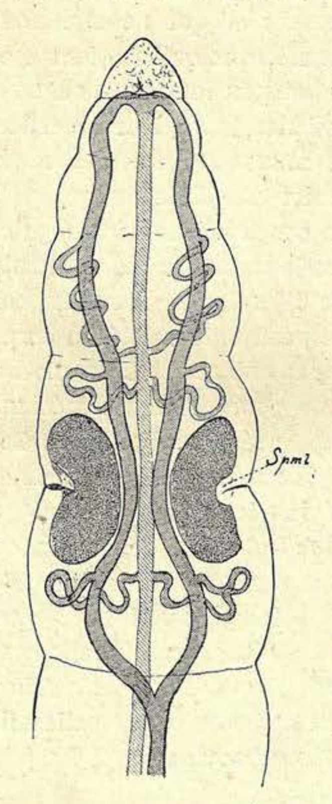


FIG. 34. — Appareil circulatoire du *Pachydrilus orthochætus* vu par la face ventrale.
Spmt, ouvertures des spermathèques.

7° **Les néphridies.** — Les néphridies sont assez difficilement visibles. Leur portion préseptale est très petite et la postseptale au contraire très volumineuse ; elle est très opaque, formée de toute évidence d'une portion glandulaire (« masse intermédiaire ») très abon-

dante; il est impossible d'y suivre le trajet du canal néphridien. Celui-ci paraît bien se dégager de la portion glandulaire vers son milieu sur la face ventrale et déboucher à l'extérieur, comme dans la règle générale, en avant des soies ventrales. La néphridie présente donc ce que VAILLANT appelait une disposition en siphon.

8° **Système nerveux et organes des sens.** — Le système nerveux comprend : 1° un cerveau relié à une corde nerveuse ventrale par deux connectifs périœsophagiens, et 2° un système « stomato-gastrique » très développé, relié au cerveau par l'intermédiaire d'un réseau peripharyngien.

Le cerveau (fig. 35) est *très petit*, de forme très variable suivant l'état physiologique de l'animal. Cet

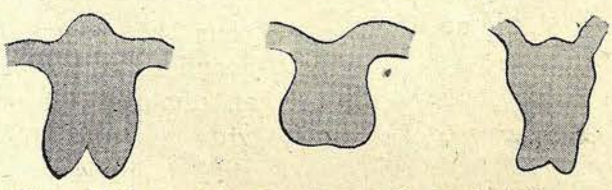


FIG. 35. — Trois aspects du cerveau du *Pachydrilus orthochætus*.

état influe sur sa position ; il est en effet pourvu de très nombreuses fibres musculaires qui le font mouvoir en tous sens, surtout en avant et en arrière, fibres qui vont s'insérer sur la somatopleure jusque dans les 4e et 5e mérides. Le cerveau est en général à peu près aussi large que long, ou un peu plus long que large; il présente ou non une protubérance frontale. Il est situé au-dessus du plafond buccal dans les proto et deutomérides; sa plus grande largeur fait à peu près le tiers du diamètre transversal de l'animal en cette région. Les nerfs frontaux, qui se ramifient très abondamment et innervent le protoméride, paraissent naître directement du bord ventral antérieur du cerveau. De ses angles latéro-antérieurs partent deux connectifs

péribuccaux étroits et longs (leur longueur est à peu près le double de celle du cerveau) qui le relient à la corde nerveuse ventrale (fig. 36). Celle-ci débute par un ganglion volumineux dans lequel on distingue, grâce à une légère constriction, les ganglions ventraux des deuto et tritoméride. Puis il existe dans chaque méride un ganglion plus renflé à sa partie postérieure qu'en avant où la corde ventrale se dilate graduellement pour le former. Ces ganglions ventraux vont en diminuant jusqu'environ au 10e ou 11e méride et à partir de là, la corde ventrale se poursuit avec un diamètre sensiblement uniforme jusque dans le périprocte. Le ganglion ventral du deutoméride donne sur son bord antérieur au moins trois racines qui innervent la face ventrale de la région buccale et qui s'anastomosent probablement (la chose n'est pas parfaitement claire) avec le réseau péripharyngien du système nerveux viscéral, dont il va être question. Le ganglion de chacun des mérides suivants paraît donner une assez grosse racine ventrale impaire et peut-être une petite racine latérale de chaque côté.

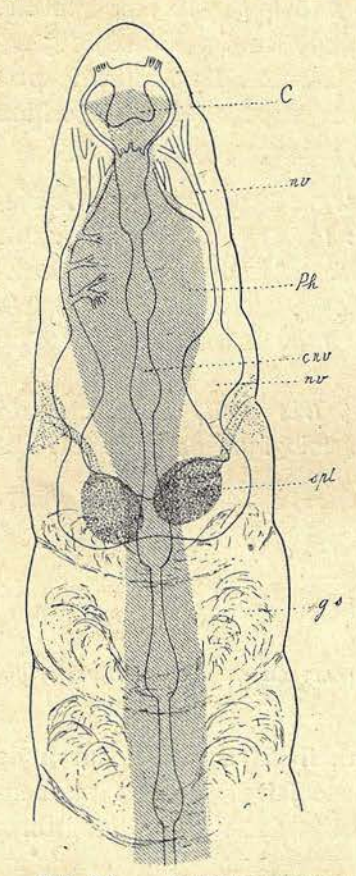


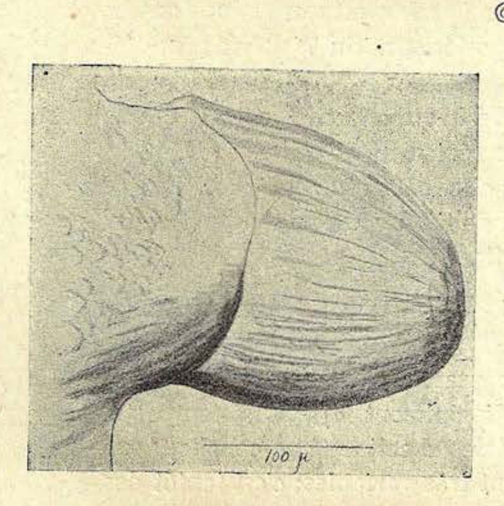
Fig. 36. — Système nerveux. — *C*, cerveau ; — *nv*, nerf viscéraux ; — *Ph*, bulbe pharyngien ; — *cnv*, chaîne ventrale ; — *spt*, spermathèques ; — *g.s.*, glandes septales.

Il naît en avant et sur les côtés du cerveau, entre son bord frontal et les lieux d'origine des connectifs péribuccaux, quatre ou cinq (plus probablement cinq) nerfs qui se recourbent vers la face dorsale et latéralement, atteignent le pharynx après s'être renflés en petits ganglions à peu près au premier tiers de leur longueur, puis se réunissent graduellement pour former deux nerfs qui longent les côtés du pharynx sur toute sa longueur. Ces nerfs, ainsi que ceux qui les ont formés, envoient à toute la surface du pharynx d'innombrables racines qui se subdivisent un très grand nombre de fois et forment un véritable réseau nerveux peripharyngien. En arrière du pharynx et latéralement les deux gros nerfs latéraux se prolongent et aboutissent dans le 6e méride à deux gros ganglions piriformes qui occupent les côtés de ce méride et ceux-ci sont réunis par un court pédoncule à deux masses volumineuses qui occupent les côtés postérieurs du 7e méride, immédiatement en avant des glandes septales de ce méride et accolées à celles-ci. La hauteur dorso-ventrale de ces masses, renflées en leur région médiane, est à peu près le tiers de leur largeur; elles sont réunies l'une à l'autre par une lame compacte de tissu nerveux, large et plate, ventralement au tube digestif.

9° **Organes génitaux.** — Les testicules occupent leur place normale dans le 12e méride. Ils paraissent bien appendus, pour la plus grande part, à la couche péritonéale postérieure du dissépiment 11/12, mais en partie aussi à la région pariétale de cette même couche. Leur forme et leur aspect sont très variables; c'est tantôt des testicules de *Pachydrilus* (sens MCHSN.) et tantôt des testicules de *Marionina* Mchsn. En effet, si l'on prend des vers sexuellement mûrs, mais qui n'ont pas encore commencé à pondre, ou d'autres ayant au contraire à peu près terminé leur ponte, leurs testicules forment une masse presque amorphe, sans lobulation visible, qui emplit complètement le méride testiculaire. Si l'on

prend des vers au début de la ponte, les testicules sont formés de quelques grands lobes appendus dans la cavité générale du même méride (c'est exactement la fig. 5 de la pl. I de Claparède, 1861, testicule de *Pachydrilus verrucosus*). Si les vers sont dans une période intermédiaire, les grands lobes se sont transformés en un assez grand nombre de lobes bien plus petits, moitié ou tiers des précédents, serrés les uns contre les autres.

Le spermiducte se compose d'un entonnoir à parois épaisses et à lumière étroite, auquel fait suite un tube grêle, long, très entortillé, qui aboutit à un bulbe



Pachydrilus orthochætus J. D.

Fig. 37. — Un des pénis, plus grossi.

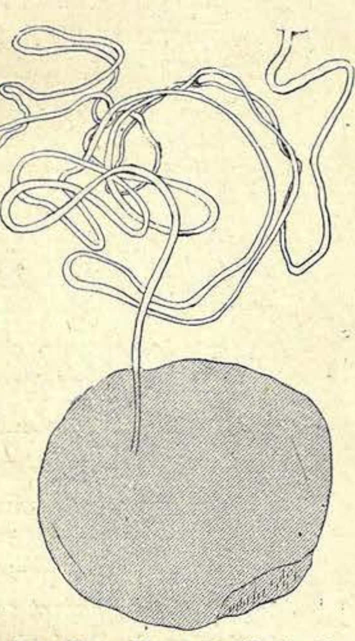


Fig. 38. — Un spermiducte (à l'exception de l'entonnoir) et le bulbe pénien auquel il aboutit (après action de la soude.).

pénien très exsertile, mou et peu musculeux (fig. 29 et 37). Je dois attirer l'attention sur la ressemblance frappante de ma fig. 38, avec la partie distale de

la fig. 9, pl. II, de CLAPARÈDE (1861) (bulbe pénien de *P. crassus*); mais à l'autre extrémité, celle de l'entonnoir, on aurait plutôt quelque chose de semblable à la fig. 3, pl. I, du même auteur (spermiducte du *P. verrucosus*) (Cf. ma fig. 31).

Les proportions de l'entonnoir du spermiducte sont extrêmement variables non seulement d'un ver à l'autre, mais dans le même ver suivant son état physiologique.

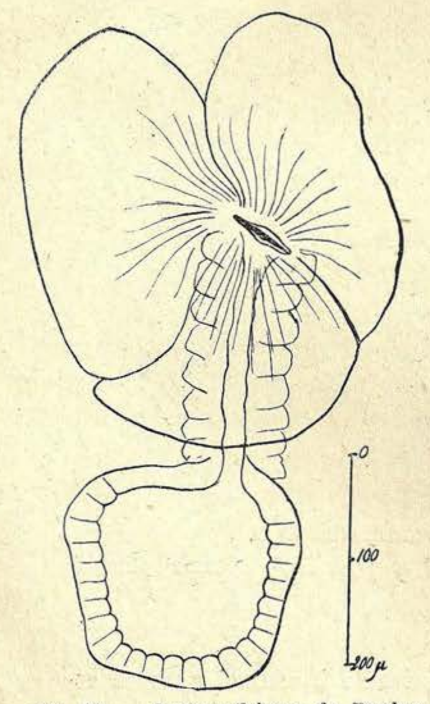


FIG. 39. — Spermathèque de *Pachydrilus orthochætus* n. sp., après action de la soude (voir le texte).

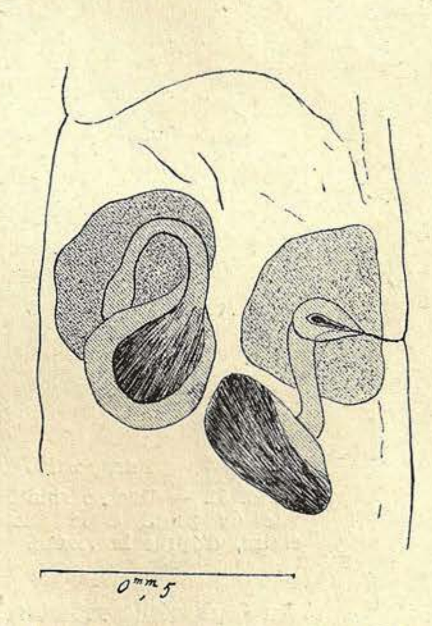
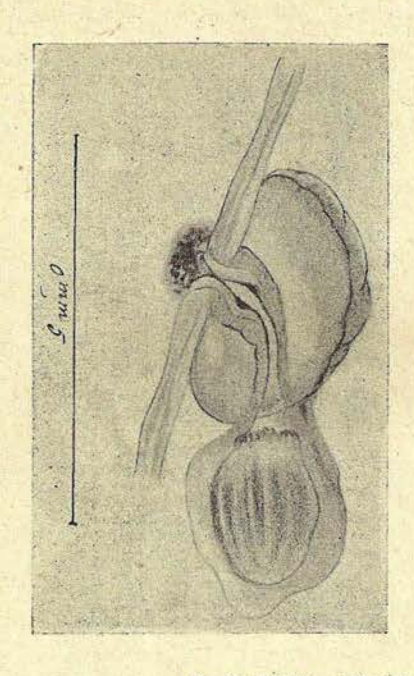


FIG. 40. — *Pachydrilus orthochætus* n. sp. Les spermathèques. Dessin à la chambre claire d'après le vivant.

Les ovaires sont situés dans le 13e méride. En pleine période de ponte, celui-ci est littéralement bourré d'œufs et il s'en trouve jusque dans les 2, 3 ou même 4 mérides suivants. Ils ne sont pas enveloppés dans des sacs ovariens, mais libres dans la cavité générale. Je n'ai rien

trouvé qui rappelât un oviducte, si rudimentaire fût-il.

Les spermathèques (fig. 39, 40, 41) sont à leur place normale dans le 6e méride ; elles comprennent une ampoule ovale ou sphérique, close (sans aucune communication avec l'intestin), adossée au tube digestif





Pachydrilus orthochætus J. D.

FIG. 41. — Une spermathèque vue de profil à la chambre claire, d'après le vivant.

FIG. 42. — Spermatophores.

et au 6e dissépiment et adhérente à ceux-ci grâce à ce fait qu'elle est enveloppée d'une gaîne conjonctive épaisse mais assez lâche et en continuité avec le mésenchyme du tube digestif et du dissépiment. Cette ampoule communique avec l'extérieur par un canal assez étroit qui débouche au niveau du 5e dissépiment par une ouverture qui, vue de profil est cunéiforme, et, vue de face, vulviforme. Le canal est enveloppé d'un manchon glandulaire sur toute son étendue et son ori-

fice est entouré de deux ou trois ou parfois quatre grosses glandes. Quand on fait vivre les vers (ils y vivent très bien plusieurs jours) dans une solution moyennement faible de safranine ou d'éosine dans l'eau de mer, ces glandes absorbent d'une manière intense la matière colorante. Si on prend une solution semblable de vert de méthyle (où les vers vivent aussi plusieurs jours) les ampoules des spermathèques se colorent en vert franc et tout le reste de l'animal en violet [1]. J'ai trouvé, dans les entonnoirs des spermiductes et aussi (mais seulement sur des coupes) dans les spermathèques, des corps qui ne peuvent être que des spermatophores (fig. 42).

10° **Les phénomènes de la reproduction** seront décrits dans la 2e partie.

11° **Affinités.** — Le seul Pachydrile antérieurement décrit dont on puisse rapprocher le *Pachydrilus orthochætus* est le *P. viridis* (J. Stephenson).

Ce qu'ils ont de plus de semblable est la forme et la disposition des soies, le développement très considérable des pénis, la présence de grandes cellules glandulaires autour de l'orifice externe des spermathèques. Mais ils sont bien distincts, comme le montre le tableau camparatif suivant (p. 82).

G. **Enchytræus** (Henle)

E. Henle, 1837 (part.), Hoffm., 1843 (part.); Frey et Leuck., 1847 (part.); Grube, 1844, etc. (part.); Udekem, 1855, etc. (part.); Clap., 1862 !

Incl. *Neoenchytræus* Eisen, 1878 (part.); *Fridericia* Mchsn., 1889, etc. (part.).

(1) Le vert de méthyle, même celui de Grubler, le seul dont je me sois servi, renferme toujours du violet de méthyle.

	Pachydrilus viridis J. Steph.	*Pachydrilus* orthochætus n. sp.
Longueur....	25 mm. (1 inch).	15-20 mm.
Couleur......	verte, sauf antérieurement.	brunâtre ; blanchâtre ou verte en avant,
Soies.........	droites ou presque.	droites.
Pénis........	grands, à enveloppe musculaire bien développée.	grands , peu musculeux ; leur érection est surtout produite par une sorte de turgescence.
Spermathèque à ampoule.	fusiforme, communiquant avec le tube digestif.	sphérique ou ovoïde , sans communication avec le tube digestif.
à canal...	sans démarcation évidente, un peu plus long que l'ampoule.	bien distinct. à peu près aussi long que l'ampoule.
Habitat.......	sous des pierres, au-dessous du niveau de la haute mer, où de l'eau douce s'écoule.	dans des algues rejetées par la mer; pas d'eau douce.

Sp. ENCHYTRÆUS VERMICULARIS (Hoffm.)

Lumbricus vermicularis Müll., 1774.
Enchytræus albidus HENLE, 1837 (pro maxima parte).
Enchytræus vermicularis HOFFM., 1842, 1843 (part.); ? CLAPARÈDE, 1862 (part.); RATZEL, 1868 (part.); TAUBER, 1879; ! L. VAILLANT, 1889 (Bibliographie).
E. humicultor VEJD., 1879, p. 57, pl. V, fig. 1 à 11; 1884; MCHSN., 1889; non UDE, 1892; ? BEDDARD, 1895 (part.); G. FERRONN., 1899 (part.).
E. albidus Henle, MCHSN., 1900 (part.); ? MOORE, 1905 (part.).

Se trouve sur la côte de La Hougue.

Pour des indications bibliographiques plus complètes et la discussion de la synonymie, se reporter à L. VAILLANT (1889, p. 276 et 277).

L'Enchytrée vermiculaire est parfaitement distinct de l'Halodrile littoral, avec lequel il a été confondu depuis que UDE (1892) a mis en doute la présence des pores dorsaux si bien figurés par VEJDOVSKY (1879).

Alors que l'Halodrile littoral est un ver franchement marin, l'Enchytrée vermiculaire peut, il est vrai, se trouver au bord de la mer, mais ce milieu doit être considéré comme presque exceptionnel pour lui. C'est essentiellement un habitant de fumiers, de substances organiques subissant une fermentation ammoniacale, et quand on le trouve au bord de la mer, c'est toujours à l'extrême limite supérieure des plus hautes marées, jamais plus bas, dans des amas assez considérables de plantes rejetées par le flot et en pleine décomposition. On trouve assez communément l'Enchytrée vermiculaire dans les terrains pour la fumure desquels on a employé le varec.

G. **Halodrilus** Verrill

Halodrilus VERRILL, 1873; J. DELPHY, 1920.
Enchytræus MCHSN., 1889 et sequ. auct. (pro maxima parte).
Pseudenchytræus J. DELPHY, 1919.

Sp. HALODRILUS LITTORALIS Verrill

H. l. VERRILL, 1873; New-Haven, Woods'Hole, Caseo Bay; marin. — L'identité de ce ver avec les espèces suivantes a été indiquée par MICHAELSEN lui-même (1900, p. 89).

Enchytræus l. CZERNIAVSKY, 1880. Mer Noire, marin.

Enchytræus Vejdovskyi MCHSN., 1889, p. 35, *et synonymie, bibliographie, géonémie.*

E. humicultor UDE, 1892, 1896; BEDD., 1895; G. FERRONN., 1899. Le Croisic, marin; non VEJD., 1879 !

E. (Halodrilus) l. F. SMITH, 1895. Woods Hole, marin.

E. albidus MCHSN., 1900, *excl. syn.*; MOORE, 1905; Woods Hole, marin; WELCH, 1917, Woods Hole, marin.

Voir les remarques relatives à l'espèce précédente.

L'étude de ce ver a été faite d'une manière très complète; je n'ai rien à y ajouter pour le moment, que sa présence sur la côte de la Hougue.

CLEF DICHOTOMIQUE POUR LA DETERMINATION PRATIQUE DES ESPÈCES SIGNALÉES SUR LES COTES DE FRANCE (1).

I. *a.* Multiplication par bourgeonnement (*Naïdimorpha*)............. *Paranaïs littoralis* (Müll.)
b. Pas de bourgeonnement.................. II

II. *a.* Spermathèques en arrière du 6e méride (*Tubificimorpha*)............................. III
b. Spermathèques dans le 6e méride (*Enchytræimorpha*)................................ VII

III. *a.* Réseau sanguin intrategumentaire; typiquement, un orifice mâle impair (*Monopylephorus* Levins.)................................ IV
b. Pas de réseau sanguin intrategumentaire ; une paire d'orifices mâles................... VI

IV. *a.* Orifices des spermiductes séparés.............
..... *Monopylephorus intermedius* (G. Ferr.)*
b. Orifices des spermiductes rapprochés...... V

V. *a.* Spermiductes s'ouvrant à l'extérieur par un orifice commun ....
...... *Monopylephorus fluviatilis* (G. Ferr.)*
b. Spermiductes s'ouvrant à l'extérieur l'un près de l'autre dans une dépression du tégument...
.... *Monopylephorus Glotini* (G. Ferr.)*

VI. *a.* Une « prostate » (*Tubifex* Lmk.).......... VII
b. Pas de « prostate » (*Clitellio* Sav.)...........
.... *Cl. arenarius* (Müll.)

VII. *a.* Epiderme papilleux...... *Tubifex ater* (Clap.)
b. Epiderme non papilleux................ VIII

(1) Je marque d'une astérique * les espèces que je n'ai pas observées personnellement et d'une croix + celles pour lesquelles de nouvelles observations me paraissent désirables afin d'arriver à une complète certitude.

VIII. *a.* Soies spéciales (en « éventail » ou en « raquette ») sur un certain nombre de mérides antérieurs......... *Tubifex costatus* (Clap.)
b. Vers ne présentant pas ces soies spéciales.... .... *Tubifex salinarum* (G. Ferr.)*

IX. *a.* Vaisseau dorsal présent dès le méride pygidien (*Enchytræoïdidæ*)............................ .. *Enchytræoïdes enchytræoïdes* (Saint-Loup)
b. Vaisseau dorsal absent de la région postérieure (*Enchytræidæ*).......................... X

X. *a.* Des pores dorsaux (*Enchytræus* [Henle] Clap.). .... *E. vermicularis* (Müll.)
b. Pas de pores dorsaux XI

XI. *a.* Pas de peptonéphridies (*Pachydrilus* Clap.) XII
b. Des peptonéphridies (*Halodrilus* Verrill.)....... .... *H. littoralis* Verrill.

XII. *a.* Ampoule des spermathèques débouchant directement à l'extérieur, sans canal distinct.... .... *Pachydrilus verrucosus* Clap.
b. Spermathèques débouchant à l'extérieur par un canal bien distinct................ XIII

XIII. *a.* Canal des spermathèques plus long que l'ampoule................................ XIV
b. Longueur du canal des spermathèques à peu près égale à celle de l'ampoule............ .... *Pachydrilus orthochætus* J. D.
c. Canal des spermathèques plus court que l'ampoule.. *Pachydrilus adriaticus* (Vejd.)*

XIV. *a.* Glandes à l'orifice externe des spermathèques grosses................................ XV
b. D° petites....... *Pachydrilus crassus* Clap.*

XV. *a.* Néphridies à disposition « polaire ».......... .... *P. Pagenstecheri* (Ratzel) +
b. Néphridies à disposition « en siphon »........ .... *P. semifuscus* Clap. +

DEUXIEME PARTIE

REPRODUCTION ET DEVELOPPEMENT

Les phénomènes de la reproduction chez les Lombriciens en général peuvent être considérés comme assez bien connus dans les grandes lignes. Mais il reste encore bien des détails et des plus importants sur lesquels la science manque encore de précisions, quoiqu'elle se soit enrichie de belles observations depuis l'époque lointaine (1825) où Léon DUFOUR faisait connaître pour la première fois les cocons du Lombric.

Le nombre de types étudiés au point de vue embryogénique est très restreint et notamment, en ce qui concerne les Limicoles, on ne peut guère citer comme travaux importants que celui de KOVALEVSKY (1872) sur la *Rhynchelmis* (*Euaxes*) *limosella* Hoffm., et celui de ROULE (1889) sur l'*Enchytræoïdes enchytræoïdes* (Saint-Loup).

Mes propres observations ont porté sur cette dernière espèce, sur le *Clitellio arenarius* (Müll.) et le *Pachydrilus orthochætus* n. sp. Je ne puis que confirmer, *jusque dans les détails*, les observations de ROULE, en ce qui concerne le développement de l'Enchytréoïde. Celui du *Clitellio* s'en rapproche d'une manière très remarquable. Celui du *Pachydrilus orthochætus*, au contraire, rappelle plutôt ce que l'on connaît chez l'*Halodrilus* [*Enchytræus* Vejd.] *Buchholzi*, d'après les quelques indications données par V. LEMOINE (1883) ou chez la *Rhynchelmis limosella* Hoffm. [KOVALEVSKY, 1872], ou même chez les Hirudinées (SALENSKY, 1885). J'ai aussi observé des pontes d'autres limicoles marins,

mais que je n'ai pu jusqu'ici déterminer avec assez de certitude pour pouvoir en tenir compte.

Au lieu de décrire successivement l'embryogénie des espèces étudiées, il me paraît beaucoup plus instructif de suivre immédiatement une marche comparative. Ainsi les diverses notions acquises pourront se compléter les unes par les autres et cela permettra d'obtenir, en même temps qu'une vue d'ensemble des phénomènes, une idée des variations qui peuvent se produire. Pour la même raison, au lieu de faire précéder mon exposé d'un historique de l'ensemble du sujet, je reporterai dans chacun des paragraphes suivants l'indication des connaissances antérieurement obtenues sur chaque question envisagée. De même, au lieu d'envisager successivement l'évolution de la forme (morphogénèse), la formation des feuillets (blastogénèse). des tissus (histogénèse), il me paraît bien préférable de suivre l'évolution de l'embryon à partir de l'œuf, en faisant concourir les divers procédés d'études à un examen simultané des états successifs de sa forme et de sa structure.

J'insisterai naturellement sur les phases embryonnaires proprement dites, c'est-à-dire celles qui se passent à l'intérieur du cocon, depuis la ponte jusqu'à l'éclosion, car c'est là que l'on trouve les particularités les plus remarquables, et c'est aussi la partie du développement de ces vers qui a été le moins étudiée. Les stades ultérieurs sont bien connus, d'après les Lombriciens antérieurement examinés, et mes observations ne me conduisent pas à ajouter sur ce sujet des précisions nouvelles. Tout en m'efforçant d'être aussi complet que possible, j'éviterai de multiplier les détails qui ne seraient pas nécessaires à l'intelligence des phénomènes. Cela ne serait indispensable que pour donner une représentation cinématique de l'embryogénie chez ces vers, et alors il faudrait consacrer à chaque espèce, rien qu'au point de vue descriptif, de longs développements

très abondamment illustrés. Cela aurait un grand intérêt et j'espère bien faire connaître dans des travaux ultérieurs la série complète de mes observations.

1° TECHNIQUE.

A. **Examen à l'état frais** des cocons par transparence et des embryons dans l'eau de mer.

B. **Fixateurs.** — Liquides de KLEINENBERG (non dilué et sans créosote), de PERENYI, de FLEMMING (mélange fort), chromo-acétique d'EHLERS, formol picrique de BOUIN. Chacun a ses avantages et ses inconvénients ; leurs propriétés différentes permettent d'obtenir des résultats suffisamment complets et satisfaisants en comparant ce que l'on obtient avec chacun d'eux.

C. **Colorants.** — Colorations en masse par divers carmins (boracique ou aluné de GRENACHER, carmalun), hémalun; coloration des coupes par l'hématoxyline ferrique (de BENDA ou de HEIDENHAIN), éosine, orange, — ou par la safranine ou le violet de gentiane avec traitement subséquent à l'essence de térébenthine (pour des embryons fixés au liquide de FLEMMING).

D. **Eclaircissants.** — Les éclaircissants *de choix* à employer sont sans aucun doute le toluène et l'essence blanche de thym.

2° PHÉNOMÈNES PRIMITIFS DE LA REPRODUCTION.

A. **Maturité sexuelle.** — La genèse des gonades et des gamètes chez les Lombriciens a donné lieu à de nombreux et à de très beaux travaux, parmi les plus importants desquels il faut citer ceux de VEJDOVSKY (1889-90, 1895) et ceux de CALKINS (1894-95).

En ce qui concerne les espèces que j'ai observées, le développement des organes génitaux ne présente rien de particulier dans ses traits essentiels. Il a été étudié chez l'Enchytréoïde par ROULE (*op. cit.*, *passim*, pp. 304-325) ; il n'y diffère pas du type bien connu des Enchytréimorphes, parfaitement résumé dans la *Mono-*

graphie classique de BEDDARD (1895, p. 91). Il en est de même chez le *Pachydrilus orthochætus* n. sp.; cela est d'autant plus remarquable que le développement de ce dernier est fort différent, dans ses débuts, de celui de l'Enchytréoïde, ainsi qu'on va le voir un peu plus loin. Quant au *Clitellio*, son ovogénèse se produit selon le mode général pour les Tubificidés (Voir BEDDARD, 1895, p. 90), ainsi que sa spermatogénèse, déjà bien étudiée par CLAPARÈDE (1861) et plus en détail par JENSEN (1883).

Evidemment, il resterait à reprendre les anciennes observations d'une manière plus minutieuse qu'il a été fait jusqu'ici, afin de lever les quelques doutes et les quelques contradictions qui subsistent. Mais, pour qu'un tel travail ait l'intérêt qu'il mérite d'avoir, il exigerait un mémoire fort important à lui seul.

Les renseignements que l'on possède sur l'époque (ou les époques) de l'année à laquelle se produit la maturité sexuelle des Lombriciens sont très fragmentaires et difficiles à coordonner. Je puis indiquer que, *d'une manière très générale*, pour les espèces qui ont fait l'objet de mes recherches, la maturité sexuelle se produit chez les Tubicimorphes du début du printemps à la fin de l'automne (mars à novembre), avec un maximum d'activité reproductive en juin-août et un arrêt complet en hiver; chez les Enchytréimorphes, au contraire, la reproduction s'effectue en hiver, de novembre à mars. Dans une note récente (1920, p. 751), j'ai dit que : « à Tatihou, aussi bien pour l'Enchytréoïde que pour le Clitellio, il y a deux époques annuelles bien distinctes de reproduction, l'une au printemps (mai-juin), l'autre à l'automne (octobre-novembre) ». Je me suis très mal exprimé et en réalité les choses se passent comme je l'ai indiqué plus haut. On peut trouver au printemps et en automne simultanément des pontes d'Enchytréoïdes et de Clitellios, mais alors que pour le premier c'est respectivement des fins et des débuts de pontes, pour l'autre c'est exactement

le contraire. J'indique, à titre d'exemple, les dates extrêmes des pontes que j'ai recueillies :

Clitellio arenarius (Müll.), juin-novembre.

Enchytræoïdes enchytræoïdes (Saint-Loup), novembre-début de mars.

Pachydrilus orthochætus n. sp., mi-novembre à mi-février.

Les périodes de ponte paraissent d'ailleurs varier d'une année à l'autre avec les conditions climatériques. C'est ainsi qu'en avril 1918 on trouvait encore (dans la région de la Hougue) des pontes d'Enchytréoïdes, et qu'en 1919 et 1920 la ponte de ces mêmes vers était terminée au début de mars.

B. **Accouplement**. — L'accouplement n'a été que rarement observé chez les Lombriciens en général, jamais chez les Limicoles. Je n'ai pu assister à ce phénomène chez le Clitellio, mais j'ai pu le voir avec la plus grande netteté à plusieurs reprises et chez l'Enchytréoïde et chez le Pachydrile à soies droites, soit *in situ*, au bord de la mer, soit dans les élevages en cristallisoirs, au laboratoire. J'en ai déjà donné, avec de grandes réserves, une description sommaire (juillet 1920, p. 241; octobre 1920, p. 752); je puis la confirmer avec une entière certitude et la résumer de la manière

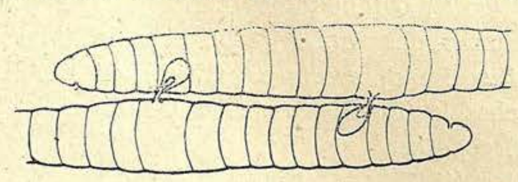


FIG. 43. — Schéma de la copulation chez les Enchytréimorphes (d'après des observations sur le vivant, de l'Enchytréoïde et du Pachydrile à soies droites.)

suivante : Chez les Enchytréimorphes (fig. 43), au moment de l'accouplement, deux vers se placent l'un contre l'autre de telle sorte qu'ils sont dirigés en sens contraire, la tête de l'un regardant vers la queue de l'autre et réciproquement, et que les pénis protubé-

rants de chacun fassent saillie en face des orifices élargis des spermathèques de l'autre. Ces orifices, grâce à leur forme en fente allongée transversalement, s'ouvrent alors largement et chacun des vers accouplés introduit ses deux pénis dans les ouvertures correspondantes dilatées des spermathèques de l'autre et y déverse par l'intermédiaire de ses spermiductes une certaine quantité de liqueur spermatique. Cela peut bien durer une dizaine de minutes, pendant lesquelles les deux vers restent immobiles, comme presque complètement privés de mouvement. Ni chez l'Enchytréoïde, ni chez le Pachydrile, ni certainement non plus chez le Clitellio, les deux vers accouplés ne sont unis par une gaîne muco-membraneuse commune. Le cocon, comme on va le voir, est de formation postérieure à l'accouplement.

C. **Ponte et formation du cocon.** — Ces phénomènes n'ont été que très rarement observés et l'ont été surtout sur des Terricoles. La question de savoir à quel moment les ovules reçoivent le sperme fécondateur sera envisagée dans le paragraphe suivant.

La façon dont s'opère l'expulsion des œufs a été longtemps obscure, mais elle n'offre plus aucune difficulté depuis que les oviductes des Tubificidés ont été décrits correctement par Stolc (1885), chez le *Rhyacodrilus* [*Ilyodrilus* Stolc] *coccineus* (Vejd.), et par Beddard (1888) chez le *Clitellio arenarius* (Müll.) et le *Tubifex ater* (Clap.). Ceux des Enchytréidés, déjà observés par Claparède (1862), par Vejdovsky (1879) et par Michaelsen (1886) ont été décrits avec plus de précision et figurés par Beddard (1889). Vejdovsky (1890) a décrit l'expulsion des œufs et la formation du cocon de la *Rhynchelmis*. J'ai donné tout récemment (octobre 1920) une description de la ponte telle que je l'ai vue se produire chez le *Clitellio arenarius* (Müll.), dans la nature, simplement à l'aide d'une forte loupe. Il n'y a aucun doute que le cocon soit une production muco-membraneuse

du clitellum. Quoique le clitellum du *Clitellio* forme une véritable ceinture, un *cingulum*, pour employer l'expression de Rosa, sensiblement développé d'une manière égale sur tout le pourtour du corps, le cocon apparaît chez ce ver comme seulement produit par la moitié ventrale de l'animal. Il serait très curieux de voir comment s'effectue la ponte chez le Tubifex noir, très voisin du Clitellio des sables, mais dont le clitellum présente des caractères si différents sur sa face ventrale et sur ses faces latérales et dorsale (Voir p. 18 à 21 et fig. 4 à 8). Mais c'est seulement en apparence que chez le Clitellio, le cocon est produit par la seule moitié ventrale du clitellum, car il est facile de se rendre compte que le mucus est produit en abondance aussi bien sur la face dorsale que sur les faces latérales et ventrale. Il est alors d'une très grande plasticité; mais il s'épaissit et se solidifie sensiblement plus vite du côté ventral [1], et les œufs, à mesure qu'ils sont expulsés, le repoussent et le dégagent, et cela se poursuit jusqu'à ce qu'une demi-solidification de la paroi du cocon nouvellement formé ait atteint la région médiane du clitellum (dans le sens dorso-ventral). A ce moment, tous les œufs qui se trouveront dans un même cocon sont pondus et le *Clitellio*, glissant pour ainsi dire sur le cocon qu'il vient de former, toujours en reculant, c'est-à-dire en dégageant sa tête en dernier lieu, l'abandonne. Le cocon est alors refermé; sa paroi se solidifie très rapidement, adhérant au substratum par l'une quelconque de ses faces et agglutinant les particules solides de toutes sortes qui viennent à le frôler.

La paroi du cocon ne comprend chez le Clitellio, chez l'Enchytréoïde et chez le Pachydrile à soies droites

(1) Il reste à trouver une explication de ce phénomène, que je me borne pour le moment à constater. On ne peut invoquer la simple influence mécanique de la pesanteur, car les Clitellio qui pondent se trouvent placés suivant toutes les directions de l'espace et le plus souvent même le ventre en l'air. On ne pourrait d'ailleurs expliquer par l'action de la pesanteur la plus grande rapidité de la solidification.

qu'une membrane simple et non deux membranes distinctes, comme VEJDOVSKY l'indique pour la *Rhynchelmis*. Il est vrai qu'à un faible grossissement et vue par transparence la paroi des cocons du *Clitellio* par exemple se montre souvent comme formée de deux couches distinctes ; mais une étude attentive (fig. 44)

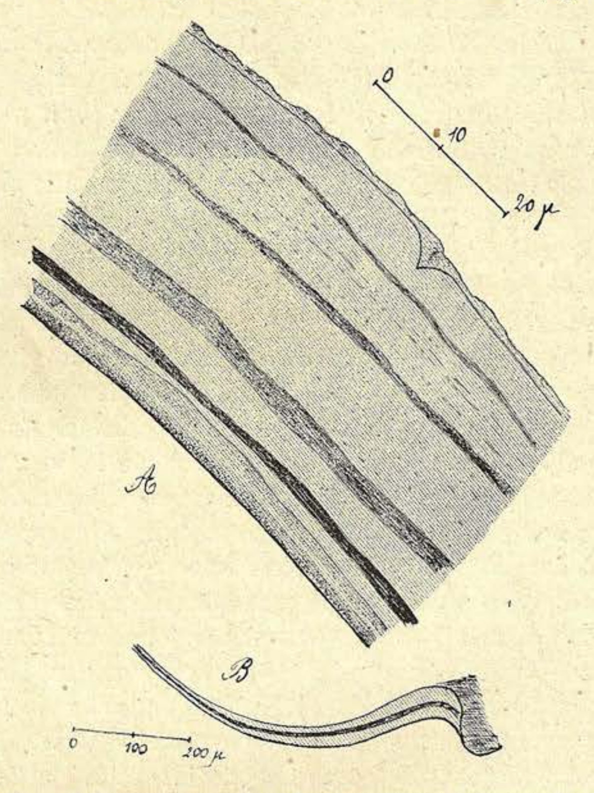


FIG. 44. — *A*. Coupe (épaisse de 2 à 3 microns) à travers la paroi d'un cocon de *Clitellio arenarius* (Müll.) ; *B*, Portion de la paroi d'un cocon de *Clitellio arenarius* (Müll.) vu par transparence à un faible grossissement.

fait voir qu'il n'en est rien et que cette paroi est en réalité formée d'un nombre variable de couches superposées, correspondant certainement aux dépôts successifs de mucus depuis le début jusqu'à la fin de sa formation.

La membrane d'enveloppe du cocon présente d'une espèce à l'autre des différences assez notables : chez le Clitellio, elle est plus épaisse, plus dure et plus opaque ; chez l'Enchytréoïde elle est plus mince et plus translucide, on voit facilement au travers à un très faible grossissement les œufs ou les embryons; chez le Pachydrile à soies droites cette enveloppe est très mince et tout à fait transparente. Si l'on fixe des cocons de cette dernière espèce par des réactifs comme les liquides chromo-acétique d'EHLERS ou chromo-acéto-osmique de FLEMMING, la membrane d'enveloppe de ces cocons se déchire inévitablement pendant le lavage à l'eau subséquent, mettant les œufs ou les embryons en liberté. Ceci est un grand avantage pour l'étude de ces derniers, car pour le Clitellio comme pour l'Enchytréoïde il est difficile et très laborieux d'extraire les embryons du cocon pour les étudier à part. Il m'a semblé préférable de procéder à cette opération après fixation et éclaircissement en masse du cocon ou même parfois, pour les stades peu avancés (surtout pour le Clitellio, chez qui le nombre d'œufs par cocon est faible) de faire l'étude de l'embryon dans le cocon même puis sur les coupes après l'avoir inclus *in toto*. Des fixateurs comme ceux de KLEINENBERG, de PERENYI ou de BOUIN laissent intacts aussi bien les cocons du Pachydrile à soies droites que ceux de l'Enchytréoïde ou du Clitellio; il faut donc attribuer à l'acide chromique (1) l'action destructive signalée plus haut.

Les dimensions des cocons des trois espèces que j'ai observées sont du même ordre; longueur : 0 mm. 50 à 0 mm. 75 pour l'Enchytréoïde, 1 mm. à 1 mm. 5 pour le Clitellio. Ceux du *Pachydrilus orthochætus*, quelque peu plus grands en moyenne que ceux du *Clitellio* (ils mesurent jusqu'à 2 mm. de long et même un peu plus), sont plus arrondis et ne présentent pas cet

(1) SALENSKY (1885) a fait une observation semblable sur la Branchiobdelle.

aplatissement de la face adhérente que l'on trouve chez ceux des deux autres espèces. Ils sont déposés un par un, rarement par deux ou trois, et à une certaine distance les uns des autres. Ils sont aussi beaucoup moins adhérents au substratum, dont ils se détachent avec la plus grande facilité et qui est formé pour eux des algues sur lesquelles vivent les animaux qui les pondent. Ce substratum rappelle tout à fait ce que l'on connaissait déjà pour un certain nombre d'autres espèces, alors qu'au contraire l'Enchytréoïde et le Clitellio m'ont offert (Cf. J. DELPHY, octobre 1920) quelque chose d'entièrement nouveau, puisque j'ai trouvé leurs pontes accumulées sous les pierres qui recouvrent, en s'y enfonçant plus ou moins, le sable vaseux où vivent ces animaux.

Le nombre d'œufs par cocon varie de 2 à 4 (assez souvent 1, parfois 5 ou 6) chez le Clitellio, de 6 à 10 chez l'Enchytréoïde (le nombre moyen 8 est très général) ; de 15 à 20 environ chez le Pachydrile à soies droites. En règle générale tous les embryons enfermés dans un même cocon se développent simultanément et parviennent à l'éclosion; il n'y a pas (ou il n'y a que très rarement) adelphophagie, comme on l'a souvent observée chez les Terricoles. Chez aucune des espèces que j'ai étudiées je n'ai trouvé d'albumen nutritif inclus avec les œufs dans le cocon.

D. **Fécondation.** — [Bibliographie : voir surtout BEDDARD, 1895, passim; COGNETTI DE MARTIIS, 1910].

Cette question, d'une si grande importance pour l'embryologie générale, est assez mal élucidée dans le groupe qui nous occupe, envisagé dans son ensemble. Non seulement on peut, comme COGNETTI DE MARTIIS (1910, p. 737), répéter encore ce que disait VAILLANT en 1889 (p. 30) : « Il règne encore une certaine obscurité sur la manière dont peut s'effectuer la fécondation », mais en réalité ce phénomène n'a jamais été observé directement chez aucun Lombricien. On en est réduit

aux conjectures qui paraissent les plus vraisemblables et qui sont appuyées sur les faits les plus nombreux et les mieux établis.

Après avoir rappelé quelle est la manière de voir la plus généralement admise, je décrirai très soigneusement, à cause de l'importance du sujet, ce que j'ai pu observer, sans tenir le moindre compte d'aucune idée théorique. Je n'indiquerai qu'ensuite, afin de bien faire le départ entre ce qui est certain et ce qui n'est que probable, comment les faits observés peuvent se grouper en une vue d'ensemble.

On admet généralement (d'après Cognetti de Martiis, *op. cit.*, p. 737) pour les Lombricidés (les observations sur les Limicoles manquent complètement), que la fécondation s'effectue hors du corps de l'animal, au moment du dépôt des œufs dans le cocon secrété par le clitellum ; les œufs sortant par l'oviducte et des spermatozoïdes émis par les spermathèques se rencontrent dans le cocon en même temps que l'animal se libère de celui-ci.

Chez l'Enchytréoïde, comme chez le Pachydrile à soies droites, les spermathèques sont de pures formations épiblastiques tardives, se développant assez peu de temps avant la maturité sexuelle, comme de simples invaginations de l'ectoderme. Leur évolution est particulièrement facile à suivre chez l'Enchytréoïde, où elles sont fort simples (V. Roule, *op. cit.*, surtout fig. 15, pl. II). *A aucun moment elles ne présentent aucune communication, ni directe ni indirecte, soit avec la lumière du tube digestif, soit encore moins avec la cavité générale.* Elles sont enveloppées d'une gaîne conjonctive fibreuse plus ou moins épaisse (notablement plus épaisse chez le Pachydrile à soies droites), mésenchymateuse, en continuité avec le mésenchyme qui entoure le tube digestif et couvre la face antérieure du dissépiment 6/7. Mais leur paroi propre est indubitablement close de toutes parts (sauf bien entendu à leur ouver-

ture externe, où elle est en continuité avec l'ectoderme). Or, avant le premier accouplement, les spermathèques sont complètement vides ; après l'accouplement, elles sont bourrées de spermatozoïdes [1]; après la ponte, elles sont de nouveau vides, mais non complètement, gardant de faibles quantités résiduelles de sperme. Il est certain que le même ver peut effectuer plusieurs accouplements et plusieurs pontes car (ces observations portent surtout sur le Pachydrile à soies droites) on trouve fréquemment des vers dont les spermathèques sont presque complètement vides (dénotant qu'elles se sont vidées au cours d'une ponte) et dont les testicules sont encore bien développés, de même que leurs ovaires qui présentent de toute évidence des ovules susceptibles de subir une évolution ultérieure normale. Pour ces vers, il ne peut y avoir aucun doute : les spermathèques jouent uniquement le rôle de réceptacles ou réservoirs séminaux, où le sperme est emmagasiné depuis l'accouplement jusqu'à la ponte, et la fécondation est externe.

Chez le Clitellio, les spermathèques ont été bien décrites et figurées par CLAPARÈDE (1861, p. 106; pl. III, fig. 4) et par BEDDARD (1888, p. 492; fig. B, p. 492). Elles sont, comme chez les Enchytréidés, d'origine ectoblastique. Je n'ai malheureusement pu jusqu'ici observer l'accouplement de ces vers, si communs cependant et qui m'ont permis de suivre la ponte avec la plus grande netteté. J'attire l'attention sur une particularité que CLAPARÈDE a figurée sans la décrire et que j'ai observée (BEDDARD n'en parle pas), à savoir la présence d'une zone limitée, tout au fond de la spermathèque, où la paroi de celle-ci est comme renfoncée et amincie (Voir

(1) C'est ce contenu des spermathèques qui se colore sur le vivant si intensivement par le vert de méthyle ; il semble donc qu'entre son séjour dans les lobules testiculaires puis dans le spermiducte et son passage dans les spermathèques, le sperme a subi une modification de constitution, décelable par son affinité spéciale pour le vert de méthyle dans ce dernier cas.

CLAPARÈDE, *l. c.*, fig. 4, pl. III, à côté du numéro de la figure).

Il me reste à signaler que les spermatophores (1) sont depuis fort longtemps connus chez plusieurs Tubificidés; ceux du Clitellio ont été figurés et décrits par CLAPARÈDE (1861), qui croyait avoir affaire à des Protozoaires parasites, sous le nom de *Pachydermon.* Par contre, *on n'avait jamais* (que je sache) *observé de spermatophores chez les Enchytréimorphes*, et je crois bien les avoir signalés pour la première fois dans ce groupe (1920, p. 241; fig. 6, p. 240) chez l'Enchytréoïde; on a vu plus haut (p. 81) que le Pachydrile à soies droites forme aussi des spermatophores.

L. COGNETTI DE MARTIIS, à qui l'on doit la mise au point la plus récente et la mieux faite de ce que l'on sait sur la fécondation chez les Lombriciens, a décrit des faits nouveaux très curieux qu'il a observés sur l'espèce décrite par lui-même antérieurement (1907 et 1909) sous le nom de *Pareudrilus pallidus.* Ces faits, ainsi que ceux qui avaient été observés antérieurement sur les espèces voisines, l'amènent à admettre qu'il se produit très probablement, dans toute la sous-famille des Eudrilinés, une fécondation interne, après migration des spermatozoïdes par diapédèse de la spermathèque à l'ovisac (2) accompagnée d'une phagocytose intense d'un grand nombre d'entre eux. Cela serait très comparable, ainsi que le remarque COGNETTI, à ce que l'on connaît chez les Hirudinées (3). L'injection des spermatophores, au lieu d'être intratégumentaire, comme chez ces dernières, se ferait dans les spermathèques.

(1) Si bien étudiés chez les Lombricidés par FRAISSE (1882) et par E. DE RIBAUCOURT (1896).

(2) COGNETTI DE MARTIIS dit *op. cit.* page 745 : « Non m'è stato possibile scoprire uova nell'atto d'essere fecondate, ma tutto fa credere che quell'atto segua alla migrazione sopra descritta, e si compia probabilmente nell' ovisacco. »

(3) WHITMANN 1890 ; BRUMPT 1900 ; KOVALESKY 1900.

Dès sa découverte de l'injection spermatique (« hypodermic impregnation »), WHITMAN suggère que ce mode de fécondation « pourrait s'étendre aux oligochètes ».

Cela nous éloignerait beaucoup, semble-t-il, de la description classique basée surtout sur les anciennes observations de RATZEL et VARSCHAVSKY (1869) ; celles de ROSA (1893), et celles plus récentes encore de BEDDARD (1902), et qui s'applique parfaitement aux Enchytréimorphes à ampoules des spermathèques closes. L. COGNETTI DE MARTIIS, en rappelant ces notions généralement admises, ajoute : « Simile tipo di fecondazione — meritevole di conferma — non pare possa estendersi a tutti gli Oligocheti. » Mais il faut signaler que les Eudrilinés ont des spermathèques en quelque sorte aberrantes, d'origine mésoblastique, alors que l'origine normale de ces organes est ectoblastique.

Nous sommes donc en présence de deux modes de fécondation fort différents, au moins en apparence. Il n'est pas impossible en effet qu'on découvre, il est même probable qu'on découvrira, des modalités intermédiaires. Car nous ignorons complètement comment s'effectue la fécondation chez les Tubificimorphes ainsi que chez les Enchytréimorphes, fort nombreux, dont les spermathèques communiquent avec le tube digestif. Chez les Tubificimorphes, les spermathèques sont toujours situées dans le voisinage plus ou moins immédiat des ovaires ou des sacs ovariens, et il ne serait pas trop invraisemblable qu'on y découvre quelque chose de semblable à ce qu'a décrit COGNETTI pour les Eudrilinés. On pourrait se demander (BEDDARD, 1895, p. 128) si chez les Enchytréidés où les spermathèques, toujours éloignées des ovaires, s'ouvrent dans l'intestin, ce dernier ne pourrait servir à transporter jusque dans le voisinage des ovaires le sperme introduit dans les spermathèques. Arrivés au niveau précis du méride ovarien, les spermatozoïdes ainsi transportés franchiraient la paroi intestinale pour aller féconder les ovules avant

la ponte. Une telle supposition est tout à fait invraisemblable, ainsi que le remarque BEDDARD (*loc. cit.*) en la signalant.

Un des arguments les plus importants et les meilleurs, quoique ce soit un argument négatif, que l'on pourrait faire valoir pour admettre que la fécondation est généralement effectuée avant la ponte est ce fait que l'on n'a jamais observé ni spermatophores, ni spermatozoïdes dans les cocons, si récente qu'en soit la formation. Mais cet argument serait en réalité sans valeur, car il prouve tout au plus que si les spermatozoïdes sont émis dans le cocon, ils n'y subsistent qu'un temps extrêmement court, ainsi qu'il fallait s'y attendre. On ne pourrait arriver à une certitude à ce sujet qu'en examinant des cocons fixés au cours même de la ponte, ce que j'espère bien faire dans un prochain travail.

Quoi qu'il en soit, il est un fait qui doit retenir l'at-

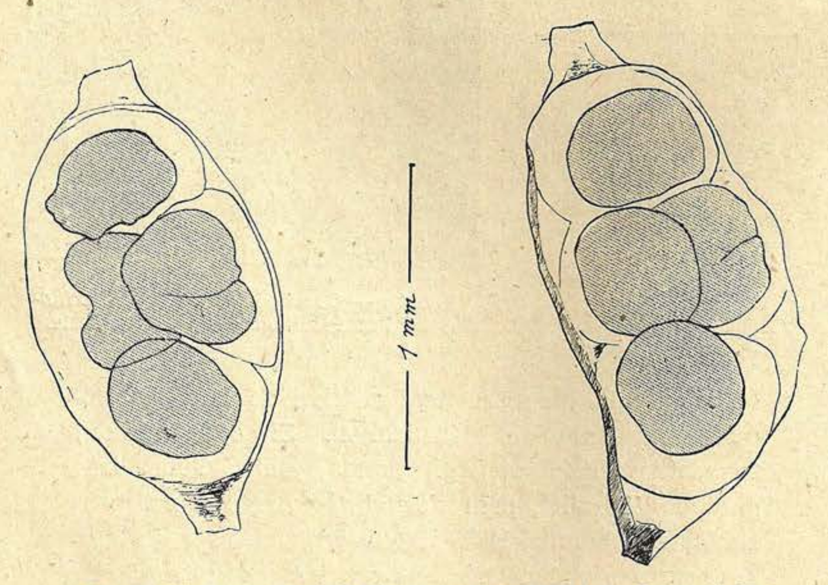


FIG. 45. — Cocon de *Clitellio arenarius* (Müll.) renfermant des embryons au début de la segmentation, vu par deux faces différentes.

tention: c'est que pour tous les Lombriciens dont on a trouvé des pontes, on a pu découvrir des cocons renfermant *des œufs non segmentés* (fig. 45, 46 et 47). Or, s'il est une notion bien établie de l'Embryologie générale, c'est celle de la rapidité avec laquelle

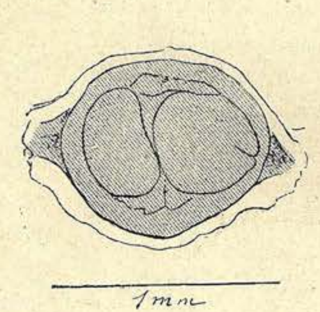


FIG. 46. — Cocon de *Clitellio arenarius* (Müll.) renfermant deux embryons au début de la segmentation.

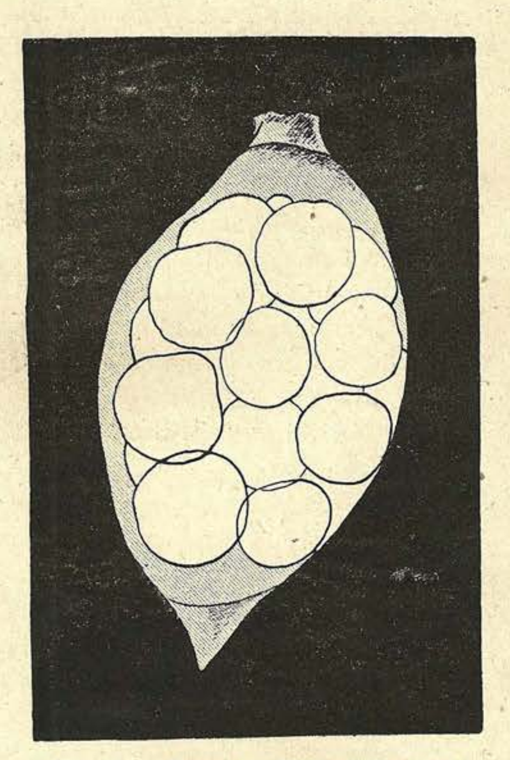


FIG. 47. — Cocon de *Pachydrilus orthochætus* immédiatement après la ponte.

se produit la première segmentation de l'œuf immédiatement après la fécondation. Si cette notion, souvent vérifiée et qui paraît jouir d'une très grande généralité, peut s'étendre, comme il est probable, aux Lombriciens, il en suit que *les œufs non segmentés* que l'on trouve dans les cocons *sont des œufs dans lesquels la fécondation s'est tout récemment produite*. Cette fécondation n'a donc pu se faire que :

soit immédiatement avant, soit pendant, soit immédiatement après la ponte. Cela expliquerait très suffisamment que l'on n'ait jamais observé avec une certitude suffisante, ni la maturation des ovules avec formation de globules polaires (celle-ci doit se faire réellement avant la ponte), ni la fécondation, qui doit être extrêmement rapide et s'accompagne très vraisemblablement d'une très forte polyspermie (on sait que celle-ci est normale dans de nombreux œufs à vitellus abondant). Il reste à fournir la démonstration rigoureuse de cette hypothèse ou à la remplacer par une autre plus adéquate à l'ensemble des faits ; c'est ce à quoi j'espère aboutir dans un travail prochain.

J'ajouterai que l'on peut facilement, par une dilacération soigneusement faite d'un ver vivant pris en pleine période de ponte, mettre en liberté dans l'eau de mer des œufs et des spermatozoïdes; je l'ai souvent fait sans jamais apercevoir rien qui ressemblât si peu que ce fût à une fécondation.

Cependant j'ai fait sur l'Enchytréoïde (fig. 48) une

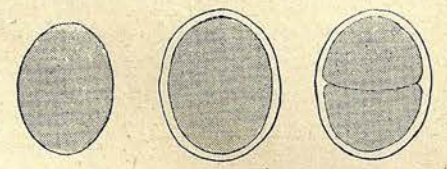


FIG. 48. — Début de la segmentation de l'œuf de l'*Enchytræoïdes*.

observation qui donne à penser que, chez ce ver, il faut considérer comme plus probable l'idée que la fécondation s'effectue bien dans le cocon. On sait que, dans les cas où l'on a pu observer la fécondation avec le plus de netteté, l'un des phénomènes les plus frappants est l'apparition d'une membrane autour de l'œuf aussitôt après la pénétration dans l'ovule du spermatozoïde fécondateur. Or, j'ai porté mon attention sur un œuf non segmenté encore contenu dans son cocon ; il

s'y présentait comme une masse finement granuleuse, ayant la forme d'un ellipsoïde peu allongé, ne présentant aucune membrane propre, délimité seulement du milieu ambiant par la différence de tension superficielle (comme une goutte d'huile est limitée dans l'eau). En ouvrant le cocon, sous le microscope, dans une goutte d'eau de mer, je mis cet œuf en liberté et ne tardai pas à le voir s'aplatir légèrement dans le sens vertical et s'entourer rapidement, presque instantanément, d'une membrane très translucide à double contour bien visible, de ce « chorion anhyste muqueux assez épais » dont parle ROULE, mais qu'il n'a pas vu se former. Aussitôt cette membrane formée, l'œuf montre les premières traces d'un sillon médian perpendiculaire à son grand axe, prélude de la première division. Tout cela s'est passé très rapidement, en quelques dixièmes de secondes peut-être. Je n'ai vu ni spermatozoïdes, ni formation d'un cône d'attraction. Mais, comme je l'ai déjà fait observer (novembre 1920), peut-on voir dans cette série de phénomènes presque concomitants autre chose qu'une fécondation très polyspermique (ce qui explique l'absence de tout cône d'attraction et l'absence ultérieure de tout spermatozoïde) et pratiquement instantanée (ce qui explique l'impossibilité où l'on s'est trouvé d'en saisir le mécanisme) ?

3° SEGMENTATION ET ÉVOLUTION DE L'EMBRYON DANS LE COCON.

On vient de voir que la première division de l'œuf se produit après la formation d'une enveloppe autour de celui-ci. Cette enveloppe paraît être de nature plutôt gélatineuse; elle n'absorbe aucunement les colorants les plus pénétrants; elle est d'épaisseur variable, notablement plus grande chez le Clitellio que chez l'Enchytréoïde, à peu près nulle chez le Pachydrile à soies droites. L'œuf, gros, un peu plus long que large, chez l'Enchytréoïde, sensiblement sphérique chez le Clitellio

et chez le Pachydrile, est bourré de granules vitellins, qui se colorent très bien par l'éosine, à moins qu'ils aient subi l'action d'un fixateur osmique, qui les rend d'un noir intense. Ces granules vitellins paraissent fort réguliers à un faible grossissement, mais quand on les examine de plus près (fig. 49), on se rend compte de

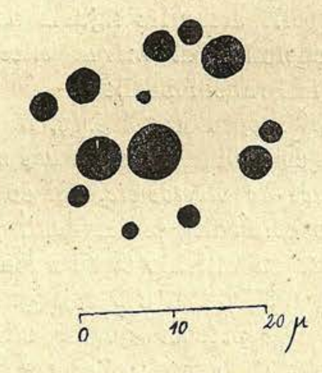


Fig. 49. — Quelques granules vitellins de la cellule *a* de la figure 50, pour donner une idée de leurs dimensions. (Fixation au liquide de Flemming, coupe de 2 à 3 microns d'épaisseur, éclaircissement au toluène, montage à la térébenthine de Venise) ; leurs distances représentent bien leur distribution *dans un plan*.

l'irrégularité réelle de leurs dimensions et de leur distribution. Le cytoplasme et surtout le nucléoplasme des œufs et ensuite des blastomères ne se colorent jamais bien vivement tant qu'il reste des granules vitellins englobés dans le cytoplasme; il est surtout assez difficile de bien voir le détail des noyaux, ce qu'on obtient le mieux par la safranine.

Il va sans dire que c'est d'une manière tout à fait artificielle et seulement pour la commodité de l'exposition que l'on peut distinguer différents stades dans l'évolution embryonnaire.

Stade A. — **Du zygote à la morula**.

La division est toujours totale, mais nous avons deux cas à considérer suivant qu'elle est égale ou inégale,

quoique ces processus soient plus différents en apparence qu'en réalité et ne tardent pas à aboutir à des résultats très semblables. Le premier, nous est offert par le Clitellio, chez lequel on trouve une segmentation égale encore plus typique que chez l'Enchytréoïde. Le Pachydrile à soies droites, au contraire, présente dès la première division une segmentation très nettement inégale qui rappelle assez les figures de KOVALEVSKY pour la Rhynchelmide et *mieux encore* celles de SALENSKY pour la Branchiobdelle (1).

Quelle que soit l'espèce considérée, la série des segmentations nous conduit du zygote *à une morula pleine, sans aucune trace de blastocœle.* En ce qui concerne celui-ci, je dois confirmer entièrement pour l'Enchytréoïde et étendre au Clitellio et au Pachydrile à soies droites ce qu'en dit ROULE, à savoir que : son apparition, toujours très précoce quand elle a lieu, est exceptionnelle et très fugace ; chez ces vers la cavité blastocœlienne est plutôt virtuelle que réelle.

La marche de la segmentation de l'œuf chez l'Enchytréoïde a été décrite avec soin par ROULE (1889, pp. 126-141). Elle est essentiellement caractérisée par *une régularisation très rapide*, succédant à une tendance nette à l'inégalité dans la segmentation, non dans la grosseur des blastomères, mais dans la rapidité de leur division. En effet, le premier plan de segmentation sépare deux blastomères primitifs que nous pouvons appeler A et B avec ROULE. Celui-ci les distingue en disant que le blastomère A est « un peu plus petit que l'autre », Je ne crois pas que cela soit généralement exact; quand le blastomère A perd de son volume en largeur, il le regagne en longueur. Ce qui est indubitable, c'est que la segmentation de A et des cellules qu'il produit est *toujours* plus rapide que celle de B, jusqu'à ce que

(1) « Les *Branchiobdella* sont bien des Hirudinées et non des Oligochètes, comme l'opinion s'en est depuis quelque temps répandue. » (ED. PERRIER, 1897, p. 1752).

l'embryon soit composé d'environ une quinzaine de blastomères. La différence est plus ou moins grande et très variable. Mais à partir du stade à 15 blastomères environ jusqu'à celui qui en comporte 80 à 90 environ, elle va en s'atténuant. Les plans des segmentations successives se produisent dans les diverses directions de l'espace sans que l'on puisse déceler dans leur succession une régularité quelconque. C'est ainsi que l'on aboutit à une morula pleine formée de cellules équivalentes. Quant aux phénomènes de la division nucléaire, que ROULE a passés sous silence, ils sont tout à fait semblables à ce que je vais décrire chez le *Clitellio*, mais m'ont paru beaucoup plus difficilement visibles.

Chez le Clitellio (fig. 45, 46, 50, 51) l'œuf, plus ou moins régulièrement spérique, est partagé par le premier plan de segmentation en deux blastomères qui peuvent être soit très sensiblement égaux, soit visiblement inégaux, l'un d'eux étant un peu plus volumineux que l'autre. Mais les divisions de ces blastomères se succèdent avec une égale rapidité aux deux pôles, ou du moins par les seules observations des embryons *in toto* on ne peut y observer d'inégalité notable. Il ne paraît y avoir aucune régularité dans la succession des directions des plans suivant lesquels s'effectuent les divisions. A aucun moment il n'est possible de distinguer des grosses cellules auxquelles on pourrait donner le nom de macromères et des petites qu'on pourrait appeler des micromères. Comme chez l'Enchytréoïde, les deux blastomères primitifs concourent également à la formation du futur ectoblaste et du méso-endoblaste. Mais ceux-ci sont encore indifférenciés quand on parvient au stade *morula* qui comprend, pour le Clitellio, environ 100 à 120 blastomères (fig. 53). A ne considérer donc que l'apparence extérieure des embryons, nous sommes en présence d'une segmentation égale typique. Mais si l'on observe non plus la

division globale des cellules, mais la division nucléaire, on se retrouve en présence d'une inégalité frappante.

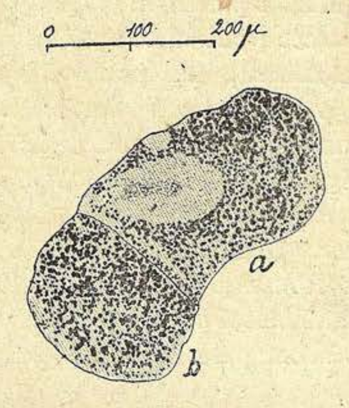


Fig. 33. — Coupe transversale d'un embryon de *Clitellio arenarius* (Müll.) composé de deux cellules; l'une des cellules, *a*, est en voie de division.

La figure 50 représente une coupe transversale d'un embryon parvenu au stade de deux blastomères seulement. Cette coupe passe au niveau du noyau en voie de division (et qui a été représenté plus grossi (fig. 51) de l'un des blastomères. On ne peut s'empêcher d'être frappé de la situation excentrique de ce noyau, qui ferait présager logiquement une inégalité considérable des deux cellules qui vont être formées. Cependant, par une régularisation extrêmement rapide, la différenciation des blastomères primitifs est pour ainsi dire inhibée et jusqu'à l'état de morula l'embryon est constitué par des cellules qu'on ne peut distinguer les unes des autres ni par leur taille ni par leur constitution.

Chez le Pachydrile (1), le premier plan de segmentation, qu'on peut, malgré l'absence de globules polaires, considérer comme ayant une direction équatoriale, ainsi que Salensky l'a fait pour la Branchiobdelle, partage l'œuf, jusqu'alors très régulièrement

(1) Il s'agit bien entendu, du Pachydrile à soies droites, le seul à ma connaissance dont les embryons aient été observés.

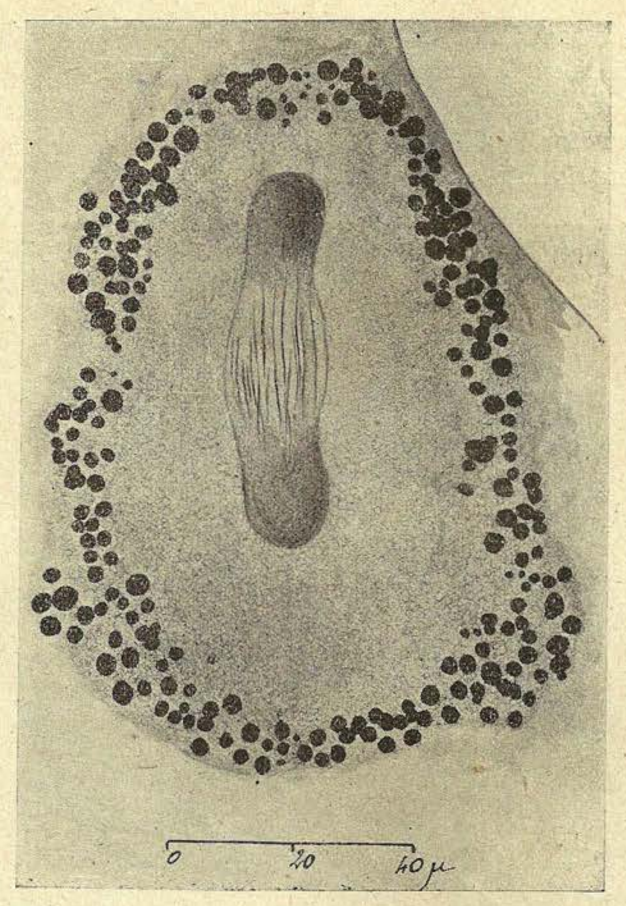


Fig. 51. — Noyau de la cellule *a* de la figure 50.

sphérique, mais qui s'allonge alors un peu perpendiculairement au plan de segmentation (fig. 52 A), en deux blastomères déjà très inégaux (fig. 52 B) auxquels on peut donner dès maintenant les noms de micromère primitif et de macromère primitif. En effet, alors que ce dernier reste indivis, le micromère primitif ne tarde pas à se diviser en deux puis en quatre par deux plans méridiens rectangulaires. Peu de temps après la formation du deuxième de ces plans, le macromère subit lui-même une division longitudinale (fig. 52 C). Mais

en même temps les micromères continuent à se diviser activement, d'abord transversalement, puis longitudinalement, de sorte que leur nombre est porté à 16, et c'est alors seulement que les macromères précédemment formés subissent chacun une nouvelle division

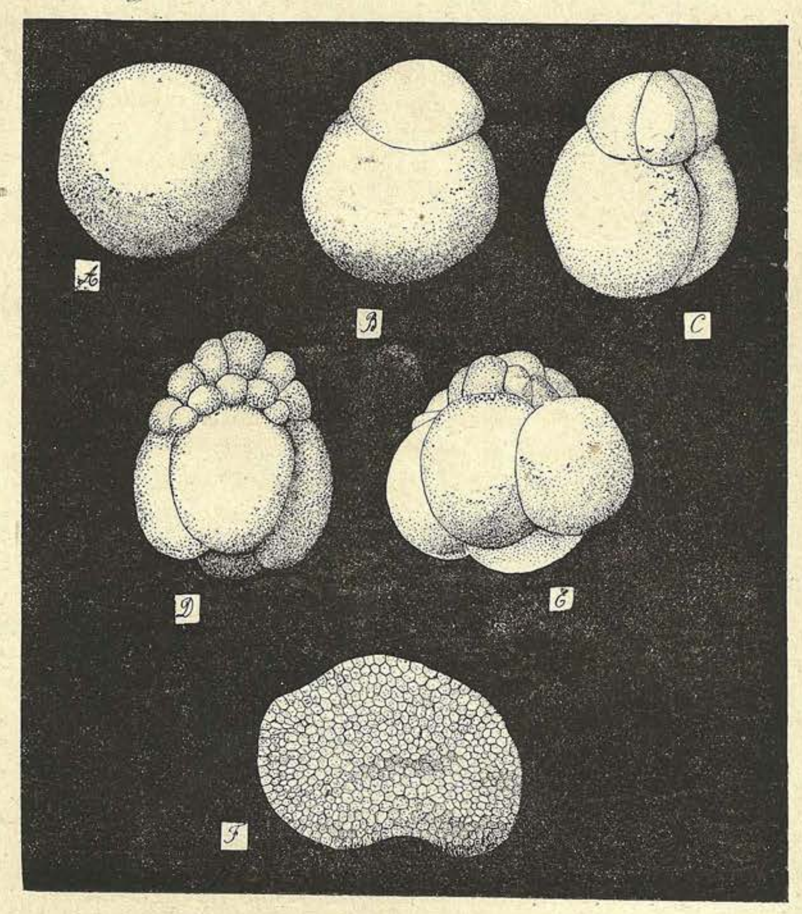


FIG. 52. — Segmentation de l'œuf du *Pachydrilus orthochætus* n. sp.

longitudinale qui porte leur nombre à 4 (fig. 52 D et E). A partir de ce moment, les micromères poursuivent leur segmentation rapide, toujours par des plans normaux à la surface externe de l'embryon, et

recouvrent petit à petit les macromères qui, eux, paraissent pendant assez longtemps ne plus se multiplier. Cette apparence est due à ce que ces macromères ne détachent qu'à leur extrémité apicale des cellules moins grosse qu'eux, mais plus que les micromères au stade correspondant, et qui vont rapidement combler la petite cavité blastocœlienne qui existait entre les macromères primitifs et la calotte de micromères qui les recouvrait. Enfin, cette calotte, d'abord simplement apicale, s'agrandit peu à peu, au fur et à mesure de la multiplication des micromères et finit par envelopper complètement les macromères. L'embryon parvient alors à un stade comparable à la morula de l'Enchytréoïde et du Clitellio. Mais alors qu'à ce moment chez ces derniers les cellules sont encore indifférenciées, chez le Pachydrile il est évident que tout l'ectoblaste est formé par la prolifération du micromère primitif, et il est même, ajouterai-je, tout à fait probable qu'il n'est formé que par cette prolifération. Les macromères forment un mésoendoblaste dans lequel je n'ai pu voir d'initiales endodermiques et d'initiales mésodermiques proprement dites.

Stade B. — **De la morula à la planula.**

On peut, avec Roule (1889, p. 141), donner le nom de *planula* à l'embryon « formé par une couche périphérique de cellules cubiques, et un volumineux amas central d'éléments polyédriques, tassés les uns contre les autres sans laisser un seul vide entre eux, et à peu près de même taille que les cellules externes. Tous les éléments de la planula sont semblables au point de vue de la quantité des granulations vitellines qu'ils renferment, et les cellules centrales ne sont pas plus opaques ni plus chargées de matériaux nutritifs que les cellules périphériques. » On peut étendre ce terme à l'embryon (fig. 52 F) du Pachydrile, dans lequel les

éléments internes sont nettement plus volumineux que les externes.

Je n'ai pu revoir sur l'Enchytréoïde comment s'effectue le passage de la morula à la planula et cela est d'autant plus regrettable que Roule ne donne à ce sujet que des indications fort sommaires, disant seulement que la modification essentielle est « la régularisation de la couche périphérique », sans dire comment s'effectue cette régularisation.

Chez le Clitellio les choses se passent de la manière suivante : l'embryon encore sensiblement sphérique au

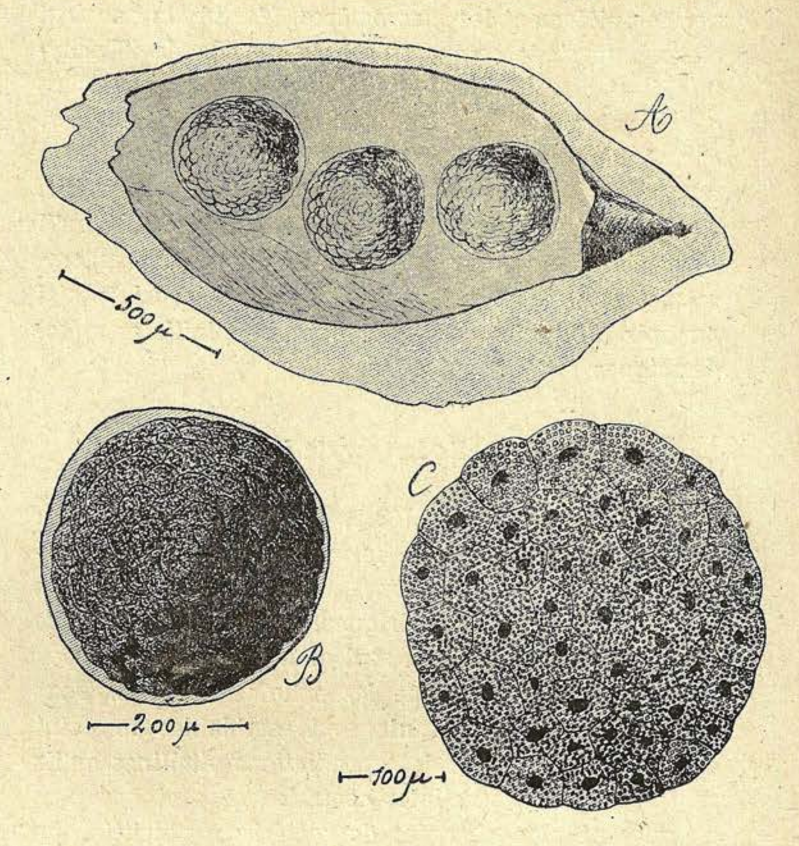


Fig. 53. — *A*, Cocon de *Clitellio arenarius* (Müll.) renfermant 3 embryons au stade morula ; — *B*, Un des embryons extrait du cocon ; — *C*, Coupe diamétrale du même embryon.

stade morula (fig. 53) s'allonge et s'aplatit légèrement, présentant toujours une face convexe vers la paroi du cocon. On peut considérer comme parvenus seulement encore au stade morula les embryons de la figure 54. Mais à mesure que cet allongement de l'embryon se

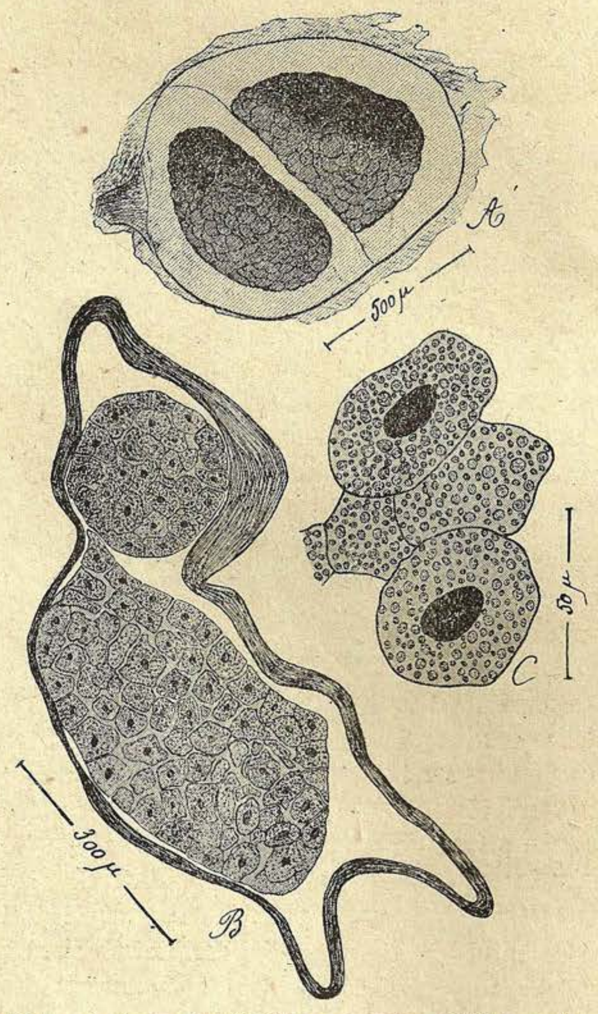


Fig. 54. — *A*, Cocon de *Clitellio arenarius* (Müll.) renfermant deux embryons au début du stade planula.
B, Coupe de ce cocon.
C, Quelques cellules de l'un des embryons.

produit, certaines cellules, situées sur sa face aplatie et que le développement ultérieur montre correspondre à la face ventrale du futur ver, prennent des caractères particuliers (fig. 55 et 56); elles deviennent plus petites

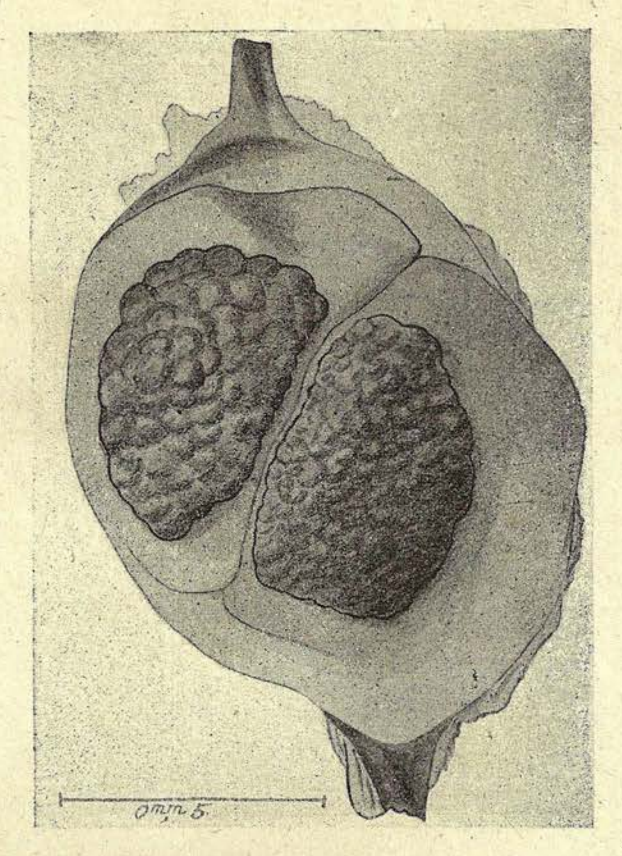


FIG. 55. — Stade intermédiaire entre celui de la fig. 54 et celui de la fig. 57.

que les autres et, alors que ces dernières restent bourrées de granules vitellins, elles s'en montrent dépourvues, formées seulement d'un cytoplasme finement granuleux enfermant un noyau très net et bien colorable. Il n'est pas douteux que ce soit là le rudiment de l'ecto-

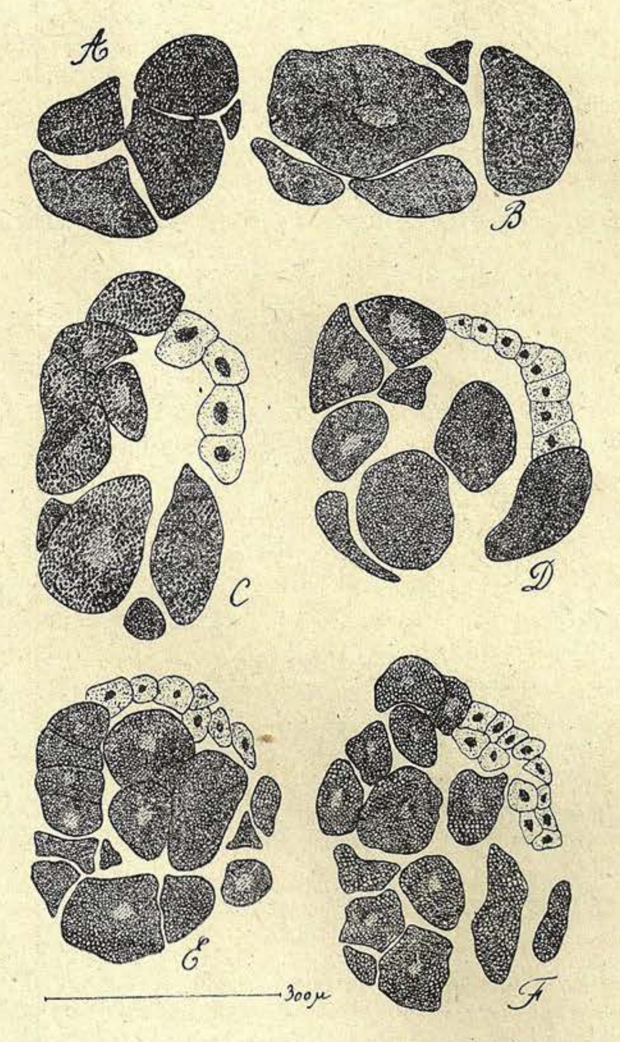


FIG. 56. — Coupes transversales successives d'un des embryons de la figure précédente. (Les vides entre les cellules doivent être considérés comme produits par le réactif fixateur employé, le formol picrique de Bouin).

blaste, de différenciation tardive comme on voit, qui ne va pas tarder à envelopper le méso-endoblaste.

Chez le Pachydrile, on l'a vu, l'ectoblaste est différencié dès la première division de l'œuf; c'est à peine

si l'on peut distinguer, plus théoriquement que pratiquement, un stade morula proprement dit du stade planula, par l'allongement plus considérable de l'embryon dans ce dernier.

Stade C. — **De la Planula à l'embryon vermiforme**
(Stade I de Roule).

Je n'ai pu observer avec une précision suffisante le développement de l'archentéron et du cœlome et la formation des organes chez le Pachydrile.

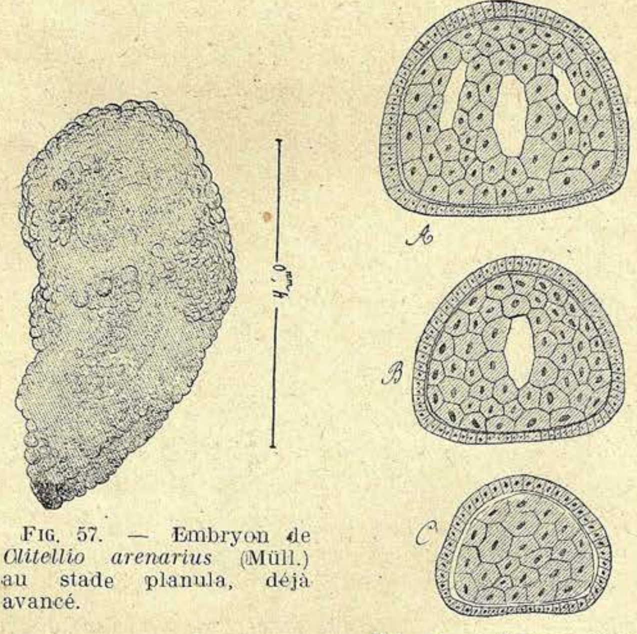


Fig. 57. — Embryon de *Clitellio arenarius* (Müll.) au stade planula, déjà avancé.

Fig. 58. — Coupes successives (d'avant en arrière) dans l'embryon de la figure 57.

Chez le Clitellio, la série des phénomènes est tout à fait la même que chez l'Enchytréoïde. Celle-ci a été parfaitement décrite par Roule et, n'ayant aucun fait nouveau intéressant à y ajouter, je m'abstiendrai d'en

refaire une description détaillée et m'en tiendrai à la résumer dans ses grandes lignes.

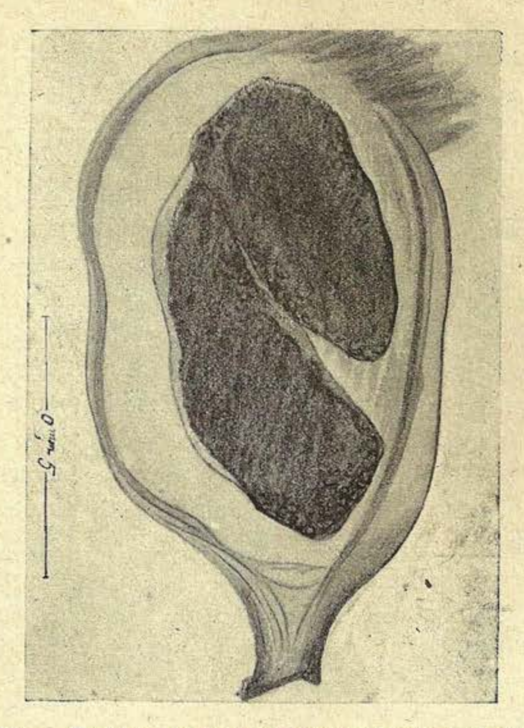


FIG. 59. — Embryons un peu plus avancés que celui de la fig. 57.

Ce stade est essentiellement celui de l'apparition de l'archentéron et du cœlome. L'un et l'autre se forment à l'intérieur du méso-endoblaste (fig. 57-59) par schizocœlie, par simple écartement des cellules (1), le premier plus précocement que le second et l'un et l'autre d'avant en arrière. Chez le Clitellio comme c'est l'Enchytréoïde, la cavité cœlomique est d'abord unique et ne se métamérise qu'ultérieurement.

(1) Je n'ai jamais rien vu qui rappelât la résorption du protoplasma dans l'intérieur de quelques cellules, dont parle ROULE, et je ne pense pas que ce phénomène, si on le retrouve, puisse être considéré comme normal.

Stade D. — **Evolution ultérieure jusqu'à l'éclosion** (Fig. 60 à 64) (Stades II-IV de ROULE).

Ici encore les faits que montre le développement du Clitellio sont tout à fait analogues à ceux que montre celui de l'Enchytréoïde et, pour ce qui est essentiel parmi ceux-ci, je ne puis que confirmer les descriptions si précises de ROULE et ses figures, notamment en ce qui concerne : 1° la cavité du lobe céphalique de l'adulte, qui dérive du cœlome au même titre que les cavités des autres segments. La première n'a donc pas une origine différente de celle qui est offerte par les autres. La première cloison dissépimentaire sépare le « lobe céphalique » du « lobe buccal »; le lobe céphalique a donc la valeur d'un anneau et correspond au premier segment du corps. (Je reproduis presque textuellement sur ce point les conclusions de ROULE); — 2° l'origine du système nerveux central par deux ébauches impaires, plaque céphalique et plaque médullaire, qui ne se mettent en rapport que plus tardivement; — l'origine impaire des vaisseaux sanguins longitudinaux, par plusieurs ébauches qui se rejoignent ensuite; chez le Clitellio comme chez l'Enchytréoïde, le dorsal apparaît d'abord, chez l'Enchytréoïde comme chez le Clitellio il s'étend le long du tube digestif entier sur les embryons prêts à éclore, mais chez le Clitellio son développement est plus précoce, puisqu'il y est complet dans les embryons qui ont une vingtaine de mérides et qui écloront quand ils en auront 30 à 40. Mais il existe une différence importante entre le Clitellio et l'Enchytréoïde dans l'origine des portions extrêmes du tube digestif. On sait qu'il n'y a pas lieu d'en être surpris, car, comme l'ont montré surtout les belles recherches de SALENSKY (1885), des formes très voisines peuvent différer beaucoup à cet égard. Le texte et les figures de ROULE, fort exacts, ne montrent cependant pas avec une netteté parfaite ce qui se passe chez l'En-



FIG. 60. — Embryons plus avancés que ceux de la fig. précédente.

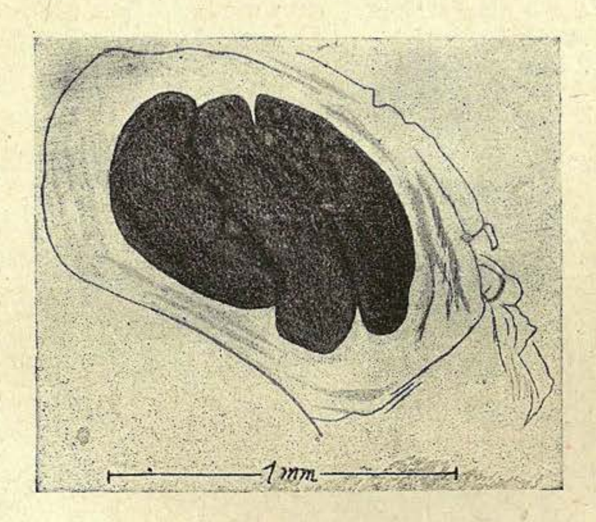


FIG. 61. — Embryons plus avancés que ceux de la fig. précédente.

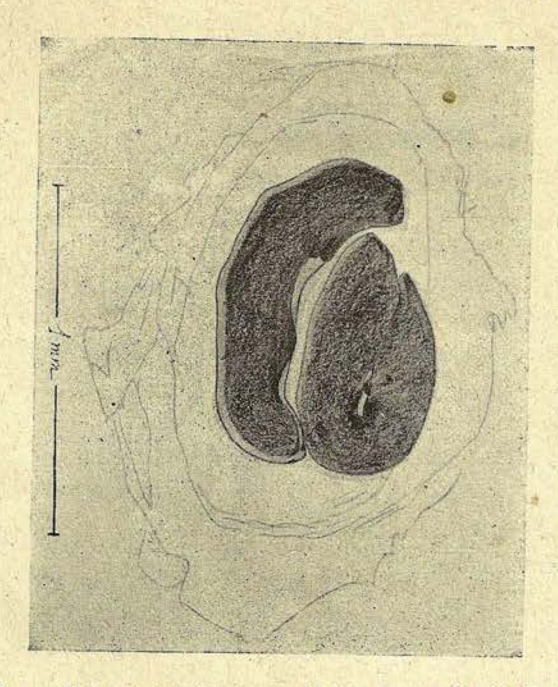


FIG. 62. — Embryons plus avancés que ceux de la fig. précédente.

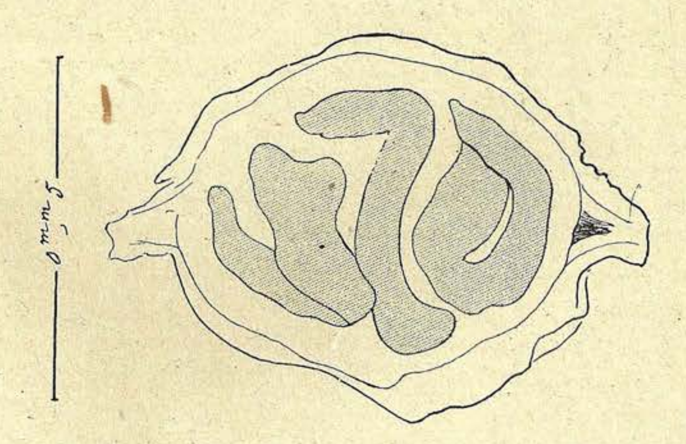


FIG. 63. — Cocon de *Clitellio arenarius* (Müll.) renfermant trois embryons au stade II de ROULE (début de la différenciation organique).

chytréoïde; il ne met pas assez en évidence l'avance de la formation du stomodéum, qui se produit avant la fin de son stade II, c'est-à-dire au moment où l'em-

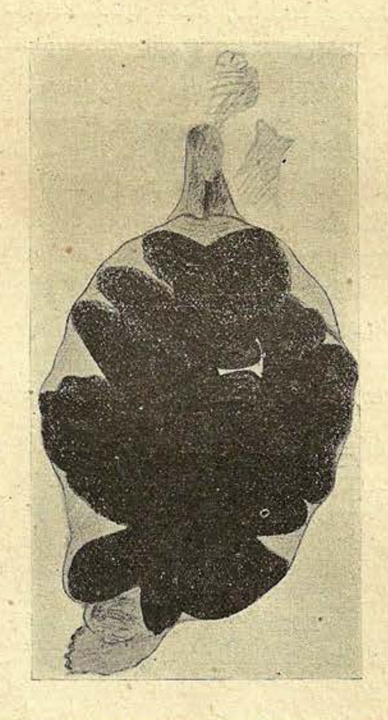


FIG. 64. — Cocon de *Pachydrilus orthochætus* renfermant des embryons au stade D, IV de ROULE, très peu de temps avant l'éclosion ; (fixation au liquide de Flemming, éclaircissement au toluène).

bryon devient vermiforme, sur celle du proctodeum, qui ne se produit que bien plus tard, quand se sont formés déjà nettement les 5 premiers mérides (1).

Chez le Clitellio, la formation de ces deux invaginations ectodermiques est bien plus tardive, puisque

(1) Un passage de ROULE, p. 183, pourrait paraître en contradiction avec ce que je viens d'énoncer, mais il s'agit là du moment où s'ouvrent la bouche et l'anus ; il suffit d'examiner ses figures 90, 94, 95, 105 (des planches) et ce qu'il dit ailleurs de la formation du stomodeum et du proctodeum (*passim*) pour voir que la description ci-dessus est exacte.

la bouche et l'anus ne s'ouvrent que très peu de temps avant l'éclosion, presque immédiatement avant la formation des premières soies. Mais ce qui est plus important à noter encore, c'est que chez l'Enchytréoïde « le stomodeum, invagination ectoblastique, donnera naissance à la bouche et au pharynx » (ROULE, *op. cit.*, p. 179 et *passim;* fig. 105, pl. XI), tandis que chez le Clitellio cette même invagination ne produit que la petite cavité buccale antérieure (Voir la description du tube digestif du Clitellio, supra) et tout le reste est d'origine endodermique. Chez l'un et chez l'autre l'extrémité périproctale seule du rectum est fournie par l'invagination proctodéale.

4° **Eclosion, croissance** — (Stades V-X de ROULE).

Les renseignements vraiment positifs sur l'éclosion des embryons de Lombriciens manquent presque complètement, quoiqu'elle ait déjà été vue dès 1828 par DUGÈS, à qui on doit tant de belles observations. Il semble que la plupart des auteurs qui ont étudié le développement des Lombriciens ne les ont pas vus naître. Cela tient à ce que, préoccupés, surtout sous l'influence de R. et O. HERWIG (1881), d'idées théoriques, ils ont porté leur attention sur l'évolution des feuillets et des organes, en négligeant pour l'étude de l'histogénèse les phénomènes biologiques plus généraux.

Chez les trois espèces que j'ai observées, les embryons commencent à se mouvoir dans leur cocon lors de l'apparition des premières soies et on leur y voit prendre une activité croissante. On ne tarde pas à les voir se déplacer en tous sens, *comme si* ils cherchaient une issue pour sortir. Celle-ci ne tarde pas à se produire et il semble bien que sa production soit provoquée par les mouvements des embryons. *L'ouverture du cocon* ne *se produit* pas en une région quelconque de son enveloppe, mais toujours, autant que j'ai pu m'en assurer par de très nombreuses observations, *à*

l'une des extrémités. Il n'est pas impossible qu'il puisse en être très rarement autrement, mais cela constituerait certainement une véritable anomalie. Ce que j'ai vu concorde donc parfaitement avec la description de DUGÈS (1828, p. 332), ainsi qu'avec les figures de V. LEMOINE (1884, pl. I, fig. 40 et 41). DUGÈS dit notamment (*loc. cit.*) : « L'une des extrémités de l'œuf s'ouvre ». (DUGÈS donnait le nom d'œuf au cocon). Au contraire, si ROULE a assisté à l'éclosion de jeunes Enchytréoïdes, ce fut une éclosion anormale, car il la décrit en ces termes : « Tous les embryons d'un même cocon se déplacent rapidement, et usent peu à peu, en une région déterminée, la paroi qui les renferme; celle-ci cède, se rompt et les embryons devenus libres sont expulsés au dehors. » Normalement, il n'y a pas rupture, déchirement de la paroi du cocon; aussi bien chez l'Enchytréoïde que chez le Pachydrile à soies droites (fig. 65) et chez le Clitellio, chez l'Enchytrée de Buchholz (figures de LEMOINE) l'orifice de sortie des jeunes, plus ou moins large, est très régulier, à peu près circulaire, ne se déformant qu'après la sortie de tous les embryons.

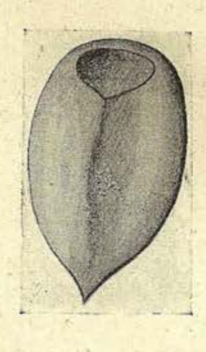


FIG. 65. — Cocon de *Pachydrilus orthochætus* vide, après l'éclosion

Quant au mécanisme précis suivant lequel s'effectue l'ouverture du cocon, il faut avouer qu'il reste encore à trouver. Malgré de très nombreuses recherches, je n'ai jamais rien pu trouver qui ressemblât au « couvercle » du cocon dont parle V. LEMOINE (1884, p. 5-6).

A partir de l'éclosion, le développement embryonnaire est réellement terminé; les jeunes Lombriciens ne diffèrent plus des adultes que par leur taille et l'absence d'organes génitaux développés.

Ainsi que le fait remarquer ROULE, cette période est

essentiellement caractérisée par le développement graduel des gonades, du spermiducte et de l'oviducte. Les faits les plus importants à signaler sont les suivants : chez l'Enchytréoïde, il n'existe jamais de néphridie dans le 13e méride et le spermiducte s'y développe à la façon d'une néphridie; la néphridie du 14e méride s'atrophie assez rapidement dès que les ovules, au cours de leur évolution, commencent à se charger de granules vitellins, il se forme *à leur place* dans la région ventrale un oviducte encore plus rudimentaire que celui de l'*Enchytræus vermicularis* (Müll.) Clap., décrit et représenté par CLAPARÈDE (1862) [1]. Chez le Clitellio, il n'existe jamais de néphridies dans les mérides génitaux ni dans ceux qui sont antérieurs à ces derniers.

ROULE (*op. cit.*, pp. 327 et 420) admet, d'après des observations faites sur des élevages, que « l'acte de la reproduction paraît être le terme de la vie des individus ». Mes propres observations, aussi bien en laboratoire que dans la nature, ne me permettent pas de corroborer cette hypothèse, aussi bien en ce qui concerne l'Enchytréoïde que le Pachydrile à soies droites ou le Clitellio.

(1) D'après ROULE l'expulsion des œufs et des spermatozoïdes se produirait par déchirement de la paroi ventrale du clitellum ; ce ne serait même pas là une anomalie, mais un véritable accident.

RESUME ET CONCLUSIONS

Première Partie

1° La liste des espèces énumérées dans le Sommaire peut être considérée comme un catalogue très provisoire des Lombriciens limicoles thalassophiles signalés jusqu'ici sur les côtes de France.

Une seule est nouvelle pour la Science, le *Pachydrilus orthochætus*. Une autre est nouvelle pour la faune française, la *Paranaïs littoralis*.

2° J'ai essayé de fournir pour chaque espèce étudiée des données œcologiques et éthologiques que plusieurs années d'observations ininterrompues au bord de la mer m'ont permis, je crois, de faire assez complètes et précises.

3° On connaissait peu de chose de l'organisation du *Tubifex ater*. J'ai décrit spécialement son appareil circulatoire et son système nerveux et surtout son épiderme si particulier. Celui-ci forme autour de l'animal une gaîne cellulaire qui prolifère incessamment et se kératinise irrégulièrement. Il sera très important de savoir comment est constitué l'épiderme des autres espèces (toutes d'eau douce) incluses par Michaelsen et par Pointner dans leur sous-genre *Peloscolex*.

4° Quoique le *Tubifex costatus* ait été étudié très en détail, particulièrement par Benham, il restait (et il reste encore) certains points à examiner. J'ai décrit son système nerveux qu'on ne connaissait pas.

5° J'ai étudié l'appareil circulatoire du *Clitellio arenarius*, qui ne l'avait été jusqu'ici que *grosso modo*. Son système nerveux était inconnu ; je l'ai décrit et figuré ; c'est la seule espèce qui m'ait présenté cette

particularité remarquable de présenter un nerf frontal impair.

6° J'ai repris (et vérifié la plus grande partie de) l'étude, faite par ROULE, de l'*Enchytræoïdes*; j'ai pu y ajouter des détails de quelque importance.

7° Il m'a paru indispensable de faire une révision rapide de la répartition en genres des *Enchytræidæ*, afin, d'une part, de rendre justice, par une application exacte de la loi de priorité, aux si beaux travaux de CLAPARÈDE, et, d'autre part, d'essayer d'introduire quelque clarté dans la systématique de cette famille.

DEUXIÈME PARTIE

1° J'ai pu observer la reproduction et le développement de l'*Enchytræoïdes*, du *Clitellio* et du *Pachydrilus orthochætus*. Je suis amené à constater que : si semblable que soit l'embryogénie des diverses espèces de Lombriciens, on ne peut généraliser les détails observés sur l'une d'elles.

2° D'une manière très générale, sur les côtes de la Manche (et les quelques rares indications de FERRONNIÈRE semblent permettre d'étendre cela aux côtes océaniques) la maturité sexuelle des Tubificidés thalassophiles se produit en été, tandis que celle des Enchytréimorphes se produit en hiver.

3° Dans tous les cas où il a été observé avec certitude, de l'accouplement résulte l'introduction réciproque de spermatozoïdes (ou plutôt de spermatophores préformés) dans les spermathèques.

4° Les œufs sont pondus dans un cocon qui provient de l'activité sécrétrice du clitellum. La paroi de ce cocon n'est certainement ni de nature cuticulaire, ni de nature chitineuse, mais sa composition exacte reste à trouver.

5° La fécondation est certainement externe chez les Enchytréimorphes dont les spermathèques n'ont pas de communication avec le tube digestif. Il en est proba-

blement de même chez les autres Enchytréimorphes. Il peut en être autrement chez les Tubicimorphes et *a fortiori* chez certains Terricoles, qui montreraient des phénomènes quelque peu semblables à ceux qu'on observe chez les Hirudinées.

6° La segmentation est toujours totale. Elle est parfaitement égale chez le Clitellio, inégale dans la rapidité de division des deux blastomères primitifs chez l'Enchytréoïde, avec régularisation ultérieure, — nettement inégale dès la première division chez le Pachydrile à soies droites.

7° Elle aboutit à une morula pleine dans laquelle les cellules périphériques et les centrales sont encore semblables (Enchytréoïde, Clitellio) ou sont déjà différenciées en un ectoblaste et un méso-endoblaste (Pachydrile).

La morula se transforme par simple allongement en une planula dans laquelle se différencie, quand ce n'est pas déjà fait, un ectoblaste et un mésoendoblaste.

8° La planula, en s'allongeant encore, va devenir un embryon vermiforme. C'est au cours de cette transformation que vont se creuser les cavités cœlomiques et archentérique et se différencier en même temps l'endoblaste et le mésoblaste.

9° Le système nerveux est formé par deux épaississements de l'ectoblaste, la plaque céphalique et la plaque médullaire, l'une et l'autre impaires, d'abord indépendantes et qui seront réunies plus tard par les connectifs péribuccaux. L'ectoblaste qui deviendra l'ectoderme du ver, produit également les soies, les invaginations stomodéale et périproctale et les spermathèques. Le stomodéum primitif deviendra chez l'Enchytréoïde la bouche et le pharynx, et chez le Clitellio, seulement la cavité buccale. Le mésoblaste, suivant la règle générale, fournira toutes les fibres musculaires, le péritonéum et les divers organes qui en dérivent : appareil circulatoire, lymphe et lymphocytes, cellules

chloragogènes, glandes septales et néphridies, et, après l'éclosion, organes génitaux. Enfin le tube digestif, à la seule exception de ses portions extrêmes, est formé par l'endoblaste.

10° L'éclosion des jeunes Lombriciens se fait par un des pôles du cocon qui les renferme. Le mécanisme exact suivant lequel s'opère l'ouverture de celui-ci n'est pas connu.

Après l'éclosion, le jeune Lombricien est formé. Il ne se produit plus que des phénomènes de croissance et l'on peut considérer comme rentrant dans cette catégorie le développement des organes génitaux.

L'hypothèse d'après laquelle les Lombriciens limicoles périraient après la ponte ne me paraît pas fondée, même pour l'Enchytréoïde.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE SOMMAIRE

J'aurais été très heureux de remplacer, s'il avait été possible, l'Index bibliographique ci-après par une véritable *Bibliographia Lumbricinorum limicolarum*, pour laquelle j'ai assemblé, sous forme de fiches, les documents nécessaires. L'intérêt d'un tel travail saute aux yeux et j'espère pouvoir le publier un jour prochain, afin d'en faire profiter la généralité des Zoologistes.

Pour les travaux antérieurs à 1888, se reporter à la bibliographie, faite avec le plus grand soin, de L. VAILLANT (1889 et 1890); pour ceux qui ont paru de 1888 à 1895, on peut consulter la *Monographie* de BEDDARD (1895).

1888. BEDDARD (F. E.). — On certain points in the structure of *Clitellio* (Clp.). — *P. Z. S. London*, 1888, pp. 485-495, 1 pl. et 2 fig.

1889. ID. — *Zoological Notes* (I) : On some british species of *Pachydrilus*. — *P. Physic. Soc. Edinburgh*, X, pp. 101-106, pl. V.

1895. ID. — A Monograph of the Order of the Oligochæta. Oxford, 1895.

1902. ID. — On some new species of earthworms belonging to the genus *Polytoreutus*, and on the spermatophores of that genus. — *P. Z. S. London*, june 17, 1902, pp. 190-210.

1891. BENHAM (W. B.). — Notes on some aquatic Oligochæta. — *Quart. J. Micr. Sci.* (n. s.), XXXIII, pp. 107-218, n° CXXIX, december 1891.

1903. ID. — Some new species of aquatic Oligochæta. — *P. Z. S. London*, 1903, II, pp. 202-232, pl. XXIV-XXVI.

1900. BOCK (M. DE). — Le corps cardiaque et les amibocytes des Oligochètes limicoles. — *Rev. Suisse Zool.*, VIII, pp. 107-166, pl. 11 et 12.

1901. ID. — Observations anatomiques et histologiques sur les Oligochètes, spécialement sur leur système musculaire. — *Rev. Suisse Zool.*, IX, pp. 1-41, pl. I et II.

1893. Bolsius (H.). — L'organe segmentaire d'un Enchytræide. Etude d'anat. descript. — *Mem. d. Pontif. Accad. dei Nuovi Lincei*, IX.

1891. Bourne. — Notes on the Naïdiform Oligochæta. *J. R. Micr. Soc.* (n. s.), XXXII, pp. 335-356, pl. xxvi et xxvii.

1900. Bretscher (K.). — Mitteilungen über die Oligochaetenfauna der Schweiz. — *Rev. Suisse Zool.*, VIII (1-44).

1901. Id. — Beobachtungen über Oligochaeten der Schweiz. — *Rev. Suisse Zool.*, IX, pp. 189-223, pl. xiv.

1906. Id. — Ueber ein neues Enchytræidengenus. — *Zool. Anz.*, XXIX, n°s 21-22, 23 janv. 1906 (672-674).

1913. Id. — Voir Piguet et Bretscher.

1894. Calkins (G. N.). — On the history of the archoplasm mass in the spermatogenesis of *Lumbricus*. — *Tr. N.-York Ac.*, XIII (135), febr. 12, 1894.

1895 *a*. Id. — The spermatogenesis of *Lumbricus*. — *J. Morphol.*, XI (271-302), pl. xvii-xix.

1895 *b*. Id. — Observations on the yolk-nucleus in the eggs of *Lumbricus*. — *Tr. N.-York Ac.*, XIV (222-230), 5 fig.

1909. Cejka (B.). — O novém rodu Enchytraeidu z novosibirskych ostrovu, *Hepatogaster*. — *Prag Vestn. Ceské Spol. Nauk*, 1909 (1-33). [en tchèque].

1910. Id. — Die Oligachæten der russischen in den Jahren 1900-1903 unternommenen Nordpolar-expedition. I. : Ueber eine neue Gattung der Enchytræiden, *Hepatogaster*. — *Mém. Ac. Saint-Pétersb.* (8), XXIX, 2, 1910 (1-29), pl. i-iii.

1913. Id. — *Litorea Krumbachi*, n. sp., n. g., Ein Beitrag zur Systematik der Enchytræiden. — *Zool. Anz.*, XLII (145-151).

1899. Cognetti de Martiis (L.). — L'apparoto valvolare nel vaso dorsale degli Enchytreidi. — *Atti Acc. Torino*, XXXIV, n° 12, et *Boll. Mus. Torino*, XIV, n° 358.

1910. Id. — Contributo alla conoscenza della fecondazione negli Oligocheti. — *Atti Acc. Torino*, XLV (493-506).

1891. Cuénot (L.). — Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. — *Arch. Zool. exp.* (2), IX.

1896. Id. — Les globules sanguins et les organes lymphoïdes des Invertébrés. — *Arch. Anat. microsc.*, I.

1897. Id. — Etudes physiologiques sur les Oligochètes. — *Arch. Biol.*, XV.

1902. Id. — Organes agglutinants et organes cilio-phagocytaires. — *Arch. Zool. exp.* (3), X.

1916. Dehorne (L.). — Les Naïdimorphes et leur reproduction asexuelle. — *Arch. Zool. exp.*, LVI, 2, novembre 1916 (25-157), pl. i-iii.

1919 *a*. Delphy (Jean). — Recherches sur les Oligochètes limicoles : I : Sur le genre *Enchytræoïdes* Roule, considéré comme type d'une famille distincte d'Enchytréimorphes. — *Bull. Soc. Zool. France*, XLIV, 1919 (195-201).

1919 *b*. Id. — *Id.* : III : Sur quelques genres d'Enchytréimorphes et la position systématique de l'*Enchytræoïdes* Roule. — *Bull. Mus. Paris*, 1919, n° 7 (626-632).

1920 *a*. Id. — *Id.* : IV : Quelques points de l'organisation de l'Enchytréoïde. — *Bull. Soc. Zool. France*, XLV (236-241).

1920 *b*. Id. — *Id.* : V : Quelques questions de nomenclature. — *Ibid.* (242-245).

1920 *c*. Id. — Sur la reproduction des Lombriciens limicoles : l'accouplement et la ponte, le cocon. — *C. R. Ac. Sci.*, t. 171 (751), octobre 1920.

1920 *d*. Id. — *Id.* : fécondation, segmentation, morphogénèse. — *Ibid.* (876), novembre 1920.

1904. Ditlevsen (Asger). — Studien an Oligochaeten. — *Ztschr. wiss. Zool.*, LXXVII (398-480).

1905. Eisen (G.). — Enchytræides. Harriman Alaska Exped., XII, New-York, 1905 (1).

1898. Emery (C.). — Diagnosi di un nuovo genere e nuova specie di annelidi della famiglia degli *Enchytræidæ*. — *Rend. Acc. Lincei*, VII, 1 (110-111), et *Rev. Suisse Zool.*, V (21-22).

1906. Fage (L.). — Recherches sur les organes segmentaires des Annélides polychètes.. — *Ann. Sci. Nat., zool.* (9), 3 (261-410), pl. vi-vii.

1899. Ferronnière (G.). — III[e] Contribution à l'étude de

(1) Je n'ai pu avoir directement connaissance de cet ouvrage.

la faune de la Loire-Inférieure (Annélides Oligochètes). — *Bull. Soc. Ouest France,* IX (229-298), pl. XIX-XX.

1901. ID. — Etudes biologiques sur les zones supra-littorales de la Loire-Inférieure. — *Ibid.* (2) I (1-451), 6 pl.

1905. FREUDWEILER (H.). — Studien üb. das Gefâsssystem niederer Oligochaeten. — *Jena. Ztschr.* XL, 2 (383-422).

1912 *a*. FRIEND (H.). — Some Annelids of the Thames Valley. — *J. Linn. Soc. London, Zool.,* 32 (95-106).

1912 *b* et *c*. ID. — British Enchytræids. III : The genus *Fridericia.* — IV : The genus *Henlea. J. R. micr. Soc. London,* 1912, 1 (9-27), 6 (577-598).

1913 *a*. ID. — British Enchytræids. — V : Species new to Science. — *Ibid.,* 1913, 3 (260-263).

1913 *b*. ID. — A key to british Henleas. — *Zoologist* (4), 17 (81-91).

1916. ID. — Notes on Irish Oligochæts. — *Irish Naturalist,* 25 (22-27).

1895. GOODRICH. — Structure of *Vermiculus pilosus.* — *Quart. Journ. Micr. Sci.,* XXXVII (253-268).

1898. HATAÏ (S.). — Vermiculus limosus, a new species of aquatic Oligochaeta. — *Annot. Zool. Japon.,* II (103-111).

1900. HORST (R.). — Ein Protest gegen Namensaenderung. — *Zool. Anz.,* XXIII (6-8).

1899. LOISEL (G.). — Les causes et les conséquences de la présence des réserves nutritives dans les œufs. — *Misc. Biol. Giard, Trav. Stat. Zool. Wimereux,* VII (402-432).

1889. MICHAELSEN (W.). — Synopsis der Enchytraeiden. — *Abh. Nat. Ver. Hamburg,* XI.

1900 *a*. ID. — Oligochæta. Das Tierreich, Lief. X. Berlin, 1900.

1900 *b*. ID. — Zur Nomenclatur der Oligochaeten, eine Rechtfertigung. — *Zool. Anz..,* 33 (566-568).

1905. ID. — Die Oligochaeten des Baikal-Sees. 1te Lief., Kiew und Berlin, 1905 (1).

1909. ID. — Die Süsswasserfauna Deutschlands. Heft 13.

1911. ID. — Litorale Oligochaeten von der Nordküste Russlands. — *Trav. Soc. St-Péterb., C. r. des séances,* 42 (94-102, 106-110).

(1) Je n'ai pu avoir directement connaissance de cet ouvrage.

1905. Moore (J. P.). — Some marine Oligochæta of New-England. — *P. Ac. Philad.*, 57, 2 (373-399) (1).
1895. Nusbaum (J.). — Zur Anatomie und Systematik der Enchytraeiden. — *Biol. Centrbl.*, XV (25-31).
1897. Id. et Rakovski (J.). — Ein Beitrag zur naeheren Kenntniss der Anatomie des Rûckengefaesses und des sog. Herzkoerpers bei den Enchytraeiden. — *Biol. Centrbl.*, XVII, 7 (260-266).
1897. Perrier (Ed.). — Traité de Zoologie, fasc. 4 (1345-2136). Paris, 1897.
1913. Piguet et Bretscher. — Catalogue des Invertébrés de la Suisse; fasc. 7, Oligochètes. Genève, 1913.
1911. Pointner (H.). — Beitrâge z. Kenntniss der Oligochaetenfauna der gewâsser von Graz. — *Zs. wiss. Zool.*, 98 (626-676), pl. xxviii-xxix.
1892. Randolph (H.). — Ein Beitrag zur Kenntniss der Tubificiden. — *Viert. Ges. Zürich,* 37 (145-147).
1896. Ribaucourt (E. de). — Etude sur la faune lombricide de la Suisse. — *Rev. Suisse Zool.*, IV.
1893. Rosa (D.). — Revisione dei Lumbricidi. — *Mem. Acc. Torino,* XLIII.
1888 *a*. Roule (L.). — Sur la structure histologique d'un Oligochète marin appartenant à un genre nouveau. — *C. R. Ac. Sci. Paris,* 1888, I, p. 308.
1888 *b*. Id. — Sur la formation des feuillets blastodermiques et du cœlome chez un Oligochète marin (*Enchytræoides Marioni* n. sp.). — *Ibid.*, p. 1811.
1888 *c*. Id. — Observations sur la genèse et l'évolution des feuillets blastodermiques chez les Annélides. — *Rev. biol. Nord France,* I, p. 1.
1889. Id. — Etudes sur le développement des Annélides et en particulier d'un Oligochète limicole marin (*Enchytræoïdes Marioni* nov. sp.). — *Ann. Sci. nat., Zool.* (7), VII (107-442), 22 fig., pl. viii-xxii.
1885. Salensky. — Etudes sur le développement des Annélides. II : Développement de *Branchiobdella.*: — *Arch. Biol.*, 1885.
1896. Smith (F.). — Notes on species of north american Oligochæta. — II : *Bull. Illinois Lab.*, IV (396-413), pl. xxxv-xxxviii.
1909. Southern (R.).. — Contributions towards a Monograph of the british and Irish Oligochæta. — *P. Irish Ac.*, 27, B, 8 (119-182), 5 pl.

(1) Je n'ai pu avoir directement connaissance de cet ouvrage.

1913. Id. — Clare Island Survey. Oligochæta. — *Ibid.*, 31, 48, 14 p., 1 pl., 1 fig.

1909. Stephenson (J.). — Studies on the aquatic Oligochaets of the Punjab. — (Thesis) Manchester, 1909.

1910. Id. — *Idem.* — *Rec. Indian Mus.*, V, 1.

1911. Id. — On some littoral Oligochæta of the Clyde. — *Tr. R. Soc. Edinb.*, 48 (31-65), 2 pl.

1896. Ude (H.). — Enchytræiden. — Ergebn. Hamburger Magalhaenische Sammebreise. I, n° 3, 43 p., 1 pl.

1889-90. Vaillant (L.). — Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce, t. III. — 1889. 1re partie (Lumbricidæ, Lumbriculidæ, Enchytræidæ). — 1890. 2e partie (Autres Lombriciens, etc.).

1920. Vayssière (A.). — Etude sur la faune marine de la côte occidentale du Golfe de Marseille (région de Carry). — *Ann. Mus. Marseille*, XVII (96-110).

1889-90. Vejdovsky (F.). — Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen. — Prag., 1899-90.

1895. Id. — Zur Kenntniss des Geschlechtsapparates von *Lumbriculus variegatus*. — Zs. wiss. Zool., 59 (80-82), 1 fig.

1907. Id. — Neue Untersuchungen ueber die Reifung und Befruchtung. — *Prag. K. Boehm. Ges. Wiss.*

1903. Id. — et Mrazek (A.). — Umbildung des Cytoplasma wæhrend der Befruchtung und zellteilung nach den Untersuchungen am *Rhynchelmis* Eie. — *Arch. miter. Anat.*, 62 (431-579), pl. xix-xxiv.

1914. Welch (P. S.).. — Studies on the Enchytræidæ of North America. — *Bull. Illinois Lab.* X, iii ; march, 1914.

1917. Id. — The Enchytræidæ (Oligochæta) of the Woods Hole region. — *Tr. Amer. Micr. Soc.*, 36, n° 3 (119-138).

1919 *a*. Id. — *Rep. of the Canadian artic Exped.*, vol. IX, part. A : Oligochæta. Enchytræidæ.

1919 *b*. Id. — Further studies on nort-american Mesenchytræids (Olgochæta). — *Tr. Amer. Micr. Soc.*, 38 (175-188), pl. xvii.

1920. Id. — The genera of the Enchytraeidae. — *Tr. Amer. Micr. Soc.*, XXXIX, 1, jan. 1920.

TABLE SYSTÉMATIQUE ALPHABÉTIQUE

ADDENDA ET CORRIGENDA

P. VIII, au lieu de : dictotomique ; lire : dichotomique.
9, l. 13, en remontant, au lieu de : *Gemmifères;* lire : Gemmifères.
10, l. 4 et 11, en remontant, au lieu de : MEHLSN ; *lire* : MCHLSN.
13, l. 9, en remontant, au lieu de : reconnaaître ; lire : reconnaître.
26, l. 15, au lieu de périntestinales ; lire : péri-intestinales.
27, explication de la fig. 11, l. 3, au lieu de : origins ; lire : origine.
30, l. 16, au lieu de *Fueus* ; lire : *Fucus*.
35, l. 20, ajouter une virgule après : parcheminée.
36, dernière ligne, au lieu de : pharinx ; lire : pharynx.
45, dernière ligne, supprimer : des marées de morte-eau.
50, retourner la fig. 26, haut en bas.
56, l. 8, en remontant, après : *Mesenchytræus* (Eisen) Mchlsn. Ajouter : Esp. typ. : *M. primævus* Eisen.
58, l. 10, en remontant, après : p. 328. Ajouter : — BRETSCHER 1900, lac de Zürich.
58, l. 16, au lieu de G. FERRONNIÈRE, 1889 ; lire : G. FERRONNIÈRE, 1899.
59, l. 7, en remontant ; après 1917, supprimer : b.
64, l. 3, en remontant, au lieu de : *ortochætus* ; lire : *orthochætus*.
69, explic. de la fig. 31, ajouter : *Pc*, pore céphalique.
81, l. 19, au lieu de : de plus de semblable ; lire : de plus semblable.
99, l. 11, après : 1920 ; ajouter : *a*.
107, l. 16, au lieu de : spérique ; lire : sphérique.
108, fig., lire : fig. 50 au lieu de : fig. 33.
117, 3e ligne, en remontant, au lieu de : c'est ; lire : chez.

P. 3, l. 10, en remontant, au lieu de : employés, lire : employées,
30, l. 16, au lieu de : *vesicusolus*, lire : *vesiculosus*.
34, l. 2, au lieu de : Monopylephores, lire : Monopyléphores.
l. 3, au lieu de : quoique ils, lire : quoiqu'ils.
42, l. 15, en remontant, ajouter une virgule après : coalescents.

TRAVAUX DU LABORATOIRE DE ZOOLOGIE COMPARATIVE
DE L'ECOLE PRATIQUE DES HAUTES-ETUDES

DU MÊME AUTEUR :

Déformation remarquable de la bouche chez le Grondin gris (*Trigla gurnardus* L.). *C. R. Ac. Sci.*, CLXII (97) 1916. [Notices Ichthyologiques, I].

Clef dichotomique pour la détermination pratique des espèces de Poissons qui se trouvent, même accidentellement, dans la Manche. *Bull. Mus.* 1916, n° 6.

Scoliose abdominale chez le *Mugil auratus* Risso et présence d'une Myxosporidie parasite de ce Poisson (*Pleistophora destruens* n. sp.). *C. R. Ac. Sci.* CLXIII, (71) 1916. [Notices Ichthyologiques, II].

Influence des agents climatériques sur les variations de faune. *Bull. Mus.* 1917, n° 2.

Deux cas d'atrophie de la nageoire ventrale chez le Chabot buffle (*Cottus bubalis Euphr.*) ou Chabot à longues épines. *Bull. Soc. Zool. France*, XLII (118), 1917. [Notices Ichthyologiques, III].

Nouvelles observations sur les variations de faune. *Bull. Mus.* 1917, n° 7.

Anomalies des solens. *Bull. Soc. Zool. France*, XLIV (294). 1919.

Notices Ichthyologiques, IV : Anomalies de la région caudale chez les Pleuronectes (*Pleuronectes* L., s. str. Gthr.). *Ibid.* (353) 1919.

Recherches sur les Lombriciens [Oligochètes] limicoles : voir l'*Index bibliographique* des Etudes ci-contre.

A l'impression : La « grande » et la « petite » Roussette. *Ann. Sci. nat., Zool.*

En préparation : *Prodromus faunæ et floræ Freti gallo-britannici.*
Revisio systematica Lumbricinorum limicolarum.